

Les potentialités morphogénétiques des segments du membre dans la régénération du Triton (Autopode)

par

Jean JUGE

Avec 46 figures dans le texte.

SOMMAIRE

	Pages
Introduction	66
Chapitre I. — Matériel et technique	72
Chapitre II. — Transplantation de tarsi et de carpes en position normale dans le stylopode désossé	76
Chapitre III. — Transplantation de tarsi et de carpes sur le dos ou dans la queue	94
Chapitre IV. — Transplantation dans le stylopode de tarsi et de carpes en position renversée	103
Chapitre V. — Potentialités de deux autopodes juxtaposés . .	109
Conclusions	129
Auteurs cités	131

INTRODUCTION

Chacun sait que lorsqu'on a amputé, à un niveau quelconque, la patte d'un Batracien Urodèle, le régénérat qui se forme ne reconstitue que les parties manquantes. Cette limitation dans la morphogénèse réalisée dépend-elle de quelque action régulatrice exercée par l'organisme considéré dans son entier ou n'est-elle que l'expression de potentialités régénératrices décroissantes localisées le long de l'axe proximo-distal du membre ? Au cas où l'expérience conduirait à adopter cette dernière hypothèse, est-il possible de préciser la nature du facteur limitatif ? Le membre contient-il des territoires qualitativement différents ? S'agit-il seulement de variations quantitatives liées à la masse du matériel ou à un gradient d'activité physiologique ? Tels sont les problèmes dont mon maître, M. le professeur GUYÉNOT, a bien voulu me proposer d'entreprendre l'étude.

Pour répondre à la première question, celle d'une action globale de l'organisme ou d'une propriété localisée des segments du membre, j'ai naturellement utilisé la méthode des transplantations d'articles, stylopodes, zeugopodes et surtout autopodes. Ces transplantations ont été effectuées soit dans la patte, méthode qui provoque souvent un conflit entre les tendances régénératrices du transplant et celles du segment qui le reçoit, soit dans la queue où les deux territoires mis en contact collaborent fréquemment en donnant des productions mixtes, soit enfin sur le dos, région neutre, dépourvue par elle-même de capacité régénératrice, au niveau de laquelle les potentialités des transplants peuvent s'exprimer librement. L'ensemble de ces expériences m'a permis d'obtenir des résultats mettant hors de cause l'idée d'une action régulatrice globale de l'organisme. Chaque segment du membre possède des potentialités régénératrices propres et limitées. Cette conclusion a pu être confirmée par les résultats de transplantations d'autopodes en position renversée suivant l'axe proximo-distal.

Le problème fondamental envisagé se trouvait donc posé dans le cadre de la notion de territoires de régénération qui domine actuellement les interprétations relatives à la néoformation des membres extirpés. Le point de départ de cette conception fut une

observation de P. LOCATELLI (1923). A la suite d'opérations suivies d'infection de la plaie, les nerfs du plexus crural avaient été amenés au contact de la peau, dans la région du bassin, chez des Tritons. Au point d'aboutissement du tronc nerveux, l'auteur avait vu se former des bourgeons qui avaient abouti à la production de pattes supplémentaires, hétérotopiques. L'auteur effectua ensuite de propos délibéré des déviations de nerfs et obtint le même résultat. LOCATELLI en conclut, en 1925, que le nerf intervenait directement, dans la réalisation du membre néoformé, par une action morphogène spécifique, opinion qu'elle exprima à nouveau en 1929.

Ayant eu connaissance des résultats fort intéressants de LOCATELLI, GUYÉNOT pensa, sur la base de ses expériences antérieures, qu'ils pouvaient s'interpréter d'une façon différente. Les faits déjà connus de transplantation de segments de membres sur le dos ou le flanc avaient montré que ces parties sont capables de régénérer des pattes, même sous l'influence d'une innervation complètement étrangère. SCHOTTÉ (1922-1926), par ses belles recherches sur l'intervention du système nerveux dans la régénération, venait d'établir définitivement la nécessité de l'innervation pour la réalisation du phénomène. De ces deux ordres de faits, on pouvait conclure, semble-t-il, que la présence des nerfs est indispensable pour assurer la croissance et le développement du régénérat, mais que la morphogénie réalisée ne relève que de la qualité de la région incitée à proliférer.

Pour vérifier si cette hypothèse était fondée, GUYÉNOT et SCHOTTÉ (1926) pratiquèrent systématiquement la déviation des nerfs des pattes antérieures et postérieures, en les faisant aboutir, dans la mesure permise par leur longueur, en différents points de l'organisme. C'est ainsi que le nerf brachial peut provoquer la formation d'une patte supplémentaire en un lieu quelconque d'une aire s'étendant autour du point d'insertion du membre. Si, par contre, le nerf est amené dans la région de la crête dorsale, il provoque la formation d'un bourgeon qui évolue non en patte, mais en portion hypertrophiée de crête. Si le nerf est introduit dans la région du flanc, territoire dépourvu de capacité régénératrice propre, aucun organe ne se développe.

S'adressant au nerf sciatique, les auteurs constatèrent, comme LOCATELLI, qu'il provoquait la formation d'une patte postérieure supplémentaire en un point quelconque d'une zone entourant le

lieu d'insertion de la patte normale. Par contre, si le nerf est amené dans la région de la queue, c'est un organe caudiforme qui prend naissance. Les auteurs en conclurent que le nerf dévié agit « en tant que facteur local d'excitation à la croissance sur un territoire qui répond spécifiquement, suivant ses propres potentialités. Un même nerf peut provoquer indifféremment la formation d'une patte, d'une queue ou d'une crête, suivant qu'on l'a fait aboutir dans l'un ou l'autre de ces territoires. »

Ces résultats furent complétés et confirmés par les recherches de D. BOVET (1930). Cet auteur a montré notamment que si l'on fait aboutir le nerf sciatique, en direction caudale, à des distances de plus en plus grandes de l'axe du membre, on provoque d'abord, tant que l'on reste dans le territoire patte, la formation d'une patte supplémentaire; lorsque le nerf atteint la limite des territoires patte et queue, les deux régions répondent simultanément par la production de formations mixtes, en chimère; enfin, dès que le nerf est amené dans la région de la queue, c'est une petite queue sans parties axiales que l'on obtient. BOVET a observé aussi des formations tripartites lorsque le nerf sciatique s'était trouvé aboutir au carrefour des territoires patte postérieure, queue et crête dorsale.

Les faits indiquaient ainsi qu'au moins dans le Triton adulte, l'organisme se comportait comme s'il était formé d'une mosaïque de territoires de régénération ayant des limites définies, bien que ni l'étude anatomique, ni l'examen histologique ne permissent de reconnaître ces frontières que seule l'expérimentation révélait.

La notion de territoires de régénération fut établie par GUYÉNOT et ses élèves par deux autres méthodes. D'une part, par l'extirpation totale d'un territoire: il est évident que, dans ce cas, la régénération de l'organe correspondant doit être supprimée. C'est ce que VALLETTE (1926, 1929) et GUYÉNOT et VALLETTE (1926) purent montrer en ce qui concerne la région du museau. A la suite d'expériences particulièrement difficiles, en raison des limites du territoire queue, SCHOTTÉ (1926) réussit, dans quelques cas, à extirper en totalité ce territoire et put conserver longtemps des Tritons opérés qui restèrent complètement anoures.

Enfin, une troisième méthode qui nous intéresse plus spécialement ici, consista à étudier les potentialités des territoires par la méthode des transplantations. GUYÉNOT et PONSE (1930) réalisè-

rent, ainsi que la chose avait été déjà faite par KURZ (1912), WEISS (1923), diverses transplantations. Des tissus de queue, greffés à la place du membre antérieur, donnèrent, sous l'influence excitatrice du nerf brachial, de petites queues à la place du membre. Dans certains cas, le territoire de l'épaule participa à la régénération, ce qui produisit des formations mixtes, chimères de patte et de queue. Rien ne peut mieux démontrer l'indépendance des capacités régénératrices des territoires vis-à-vis de la nature de l'innervation. Enfin, les auteurs réussirent à greffer à la place de l'épaule des parties molles de la queue et, sur la base de la queue sectionnée, un segment de membre antérieur. Ils obtinrent un animal qui avait une petite queue à la place de la patte antérieure et une petite patte parfaitement formée à la place de la queue.

Une triple démonstration expérimentale a donc permis d'établir que, chez le Triton adulte, l'organisme est une mosaïque de territoires, différant les uns des autres qualitativement, sans que rien ait permis de préciser la nature de ces différences; ces territoires, dans les conditions utilisées, manifestent des capacités régénératrices propres et limitées. Des expériences de GUYÉNOT (1928) sur le Lézard ont permis de reconnaître, par la méthode de la déviation des nerfs, l'existence de territoires similaires, en ce qui concerne la patte postérieure et la queue.

* * *

Le problème qui est envisagé plus spécialement dans ce travail consiste à savoir si les potentialités régénératrices limitées, manifestées aux différents niveaux d'amputation d'un membre, pourraient être attribuées, d'une façon analogue, à des capacités régionales des trois segments, stylopode, zeugopode et autopode, qui pourraient être alors considérés comme des territoires de second ordre. Il est évident que les différences entre ces territoires pourraient être d'ordre purement quantitatif.

Ce problème a été clairement posé par V. BISCHLER (1926) et par GUYÉNOT et BISCHLER (1925), à la suite d'expériences de régénération de la patte désossée du Triton. La méthode de l'extraction du squelette permet, en effet, par l'étude du squelette néoformé dans chaque cas, d'analyser les potentialités régénératrices du membre à chaque niveau. On peut dire, en général, que chaque

segment (segment basilaire, stylopode, zeugopode, partie basale de l'autopode) a, « en principe, la potentialité de régénérer le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. La régénération, quand elle se fait à partir de l'épaule, reconstitue le squelette du bras, de l'avant-bras et de la main; à partir du bras, elle reforme le radius, le cubitus et les os de la main; à partir de l'avant-bras, elle n'engendre que le squelette de la main; à partir de la zone carpienne, il n'y a reconstitution que des os du reste de la main ». (BISCHLER).

Cependant, l'auteur a insisté sur le fait qu'il ne s'agit là que d'un résultat général; souvent, il y a reconstitution, en plus du squelette attendu, d'une portion plus ou moins importante du squelette plus proximal. C'est ainsi qu'après amputation du bras, il peut y avoir néoformation, en plus du radius et du cubitus, d'un morceau d'humérus.

L'analyse de l'ensemble des résultats conduisit BISCHLER et GUYÉNOT (1925, 1926) à considérer qu'ils ne traduisaient pas des potentialités différentielles qualitatives propres à chaque segment, mais qu'ils étaient une conséquence de la masse du blastème squelettogène, masse décroissant le long du membre dans le sens proximo-distal et sujette naturellement à des fluctuations. Ces dernières pourraient provenir notamment des déplacements du niveau réel de régénération par rétraction des parties ainsi que des processus de désorganisation des parties internes consécutifs à l'amputation et souvent à l'infection.

Le fait essentiel que chaque segment a, en principe, un pouvoir régénérateur limité, fut aussi établi par BISCHLER en implantant, dans la cuisse désossée, un territoire tarse. Chaque fois que l'amputation subséquente intéressa effectivement le greffon, il se forma une patte phocomèle. Bien que la section passât par la base de la cuisse, il y eut néoformation d'un autopode mais pas du zeugopode. Ce résultat que BISCHLER obtint dans six cas, fut confirmé par quelques expériences de GUYÉNOT (1927) qui obtint des pattes phocomèles en greffant, dans la cuisse désossée, du territoire de la jambe.

Les conclusions de BISCHLER ont été critiquées par LIOSNER, WORONZOWA et KUSMINA (1936) qui nient l'existence de potentialités strictement limitées le long du membre, et attribuent un rôle morphogénétique au squelette en place. La première objection n'a

aucune valeur, BISCHLER n'ayant jamais attribué des limites fixes, ni correspondant aux articles anatomiques, à des territoires qu'elle considère, en somme, comme l'expression d'un gradient axial conditionnant la masse du blastème. La seconde opinion, purement gratuite, est en complète opposition avec les résultats concordants des recherches de FRITSCH (1911), de P. WEISS (1925) et de BISCHLER (1926) en ce qui concerne la régénération en l'absence de squelette. Au reste, les expériences des auteurs sont très peu nombreuses et peu démonstratives. Elles ont, de plus, été effectuées sur l'Axolotl et celles de BISCHLER sur le Triton, et l'on sait que les résultats obtenus sur des espèces différentes sont loin d'être toujours identiques.

L'hypothèse de GUYÉNOT et BISCHLER, mettant en cause la masse du blastème de régénération, est très voisine de celle qu'a développée depuis lors GEBAUER (1934) qui n'admet pas non plus l'existence de territoires à potentialités fixes, le long du membre, mais invoque une action de champ qui serait capable d'influencer un fragment quelconque d'os greffé à la place du squelette normal d'un segment.

Mon but principal a été, en utilisant la méthode de la transplantation de régions diverses du membre, d'établir, par des résultats suffisamment nombreux, si les observations de GUYÉNOT et de BISCHLER étaient véritablement fondées; secondairement, j'ai tenté quelques expériences dans l'espoir de pouvoir préciser les facteurs intervenant dans la limitation du pouvoir régénérateur du squelette aux différents niveaux du membre.

Le présent travail est limité aux recherches effectuées sur l'autopode.

* * *

J'adresse mes plus vifs remerciements à mon maître, M. le professeur E. GUYÉNOT, pour l'intérêt qu'il n'a cessé de témoigner à mes recherches.

Son aide et ses conseils ont beaucoup facilité mon travail, et je le prie de trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Je remercie également M. J.-L. PERROT, chef des travaux, dont la collaboration m'a été d'un précieux secours.

Je regrette que des obligations professionnelles ne m'aient pas

permis de donner à ces recherches toute l'ampleur qu'elles méritaient et qu'elles aient retardé la publication de résultats dont certains ont été obtenus entre 1934 et 1937.

CHAPITRE I.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Toutes les opérations ont été effectuées sur des *Triton cristatus* provenant d'Italie. Les animaux de cette espèce sont d'une taille suffisante pour que les segments de membres soient faciles à manipuler. Leur peau, assez résistante, permet de bonnes sutures. On peut les conserver longtemps en captivité; cependant, au bout de quelques mois, ils maigrissent et ne représentent plus qu'un matériel de second choix avec lequel il faut s'attendre à de mauvaises régénérations et à des infections.

La narcose est obtenue en mettant les sujets dans une solution aqueuse d'éther à 4%. A cette dilution, l'anesthésie a lieu en 10 minutes et la mortalité est plus faible que dans l'éther à 5%.

L'animal est savonné et lavé à grande eau, puis à l'eau oxygénée à 30%. Il est ensuite fixé sur une plaque de liège recouverte de gaze stérile au moyen de bandelettes de gaze. Il est recouvert d'un champ opératoire stérile et opéré avec des instruments aseptisés à l'alcool à 95°. L'opération a lieu sous la loupe binoculaire grossissant dix fois. Le détail des opérations sera décrit avec chaque série.

Quand la narcose est suffisante, les hémorragies sont très peu fréquentes. Après l'opération, l'animal est placé dans un sac de toile dont le fond est recouvert d'ouate humectée d'eau. Le tout a été préalablement stérilisé à l'autoclave, à 120°, pendant 15 minutes. L'humidité est maintenue par un arrosage quotidien à l'eau stérile. Le sac est suspendu dans une armoire vitrée et le triton y séjourne les 6 à 8 jours nécessaires pour la fermeture de la plaie. Après enlèvement des points de suture, l'animal est placé, seul si possible, dans un cristalliseur. Si le récipient contient plu-

sieurs individus, ceux-ci peuvent blesser réciproquement leurs greffons. L'eau est changée tous les jours ou tous les deux jours.

Pendant les hivers 1934 et 1935, j'avais placé les cristallisoirs dans une étuve à 23°. Toutefois, j'ai alors constaté que la régénération n'était pas avancée, tandis que la cicatrisation était plutôt retardée par cette température constante. Plus tard, j'ai maintenu les cristallisoirs à la température de la chambre et me suis contenté de tempérer l'eau destinée au renouvellement quotidien.

Pour avoir de bons résultats, il est en tous cas préférable d'opérer l'été, période pendant laquelle la régénération est beaucoup plus rapide.

Comme nourriture, j'ai utilisé de la viande de bœuf coupée en menus morceaux ainsi que des *Tubifex*.

Il arrive que les membres opérés soient l'objet d'une infection, en particulier par des moisissures. Avant la mise en cristallisoirs, il faut réséquer les parties malades et saupoudrer la plaie de dermatol. Plus tard, il convient de baigner les animaux (une demi-heure chaque jour) dans une solution faible de permanganate de potasse. Contrairement à ce qu'affirment certains auteurs, je n'ai jamais observé d'absence de régénération due au fait que le squelette a été laissé intact après une amputation pratiquée au niveau du coude ou du genou sans léser les capsules articulaires.

Par contre, il est assez rare qu'un greffon produise un régénérat s'il n'a pas été réséqué. En général, il faut attendre 15 à 30 jours après la greffe pour pratiquer cette résection, afin que la vascularisation et l'innervation du fragment implanté soient suffisantes. Immédiatement après, les animaux sont remis à l'eau. Dans bien des cas, 15 jours après cette intervention, on peut noter l'apparition d'un bourgeon de régénération, mais pour certaines catégories de greffes (renversement, greffes hétérotopiques) un temps plus long (parfois 1 à 2 mois) est nécessaire avant qu'on aperçoive une trace de régénérat, d'où la nécessité de fréquentes résections cutanées.

Généralement, les pattes néoformées n'atteignent pas leur forme définitive avant 3 mois, et il faut attendre 12 à 18 mois pour que le squelette soit calcifié.

Bien que j'aie laissé certains animaux jusqu'à 2 ans avant de prélever le régénérat, je n'ai jamais observé que ce dernier atteigne les dimensions d'une patte normale.

Avant d'être prélevées soigneusement aux ciseaux, les pièces sont dessinées à la chambre claire (grossissement 10 fois). Elles sont ensuite traitées selon l'ancienne méthode de SPALTEHOLZ, modifiée et mise au point pour le matériel Triton par J.-L. PERROT qui me l'a communiquée.

En voici le détail:

Fixation au formol 4% pendant 24-48 heures.

Lavage à l'eau courante pendant quelques heures.

Alcool 70° pendant 24 heures.

Ablation de la peau.

Coloration au vert de méthyle acétique (1-3 heures).

Différenciation dans l'alcool 70° (plusieurs heures, jusqu'à coloration voulue, en changeant plusieurs fois l'alcool).

Alcool 95° pendant deux heures.

Alcool 100° pendant deux heures.

Coloration à l'alizarine pendant 12 à 24 heures.

Alcool 100° pendant 2 heures.

Toluol ou benzol jusqu'à éclaircissement (1/2 heure).

Les pièces sont ensuite conservées dans un mélange de salicylate de méthyle (27 cc.) et d'isosaphrol (7 cc.) ou simplement dans le salicylate de méthyle.

Les cartilages apparaissent en vert (ils se décolorent au bout de quelques mois) et les os sont rouges. Les colorants employés s'obtiennent de la manière suivante:

Solution de vert de méthyle acétique:

Vert de méthyle 3 gr.

Alcool 70° 100 cc.

Acide acétique 2 gouttes.

Solution d'alizarine:

Solution saturée d'alizarine dans alcool absolu 1 cc.

Alcool absolu 100 cc.

Acide acétique 5 gouttes.

Cette méthode permet l'étude approfondie du nombre, de la forme et de la situation des pièces squelettiques tout en faisant

gagner beaucoup de temps. Elle rend inutiles les coupes histologiques; elle a l'avantage de permettre aisément une reconstitution plus fidèle du squelette. Celui-ci est dessiné ventralement et dorsalement à la chambre claire au moyen de la loupe binoculaire, et, s'il y a lieu, la position et la forme de chacun des os sont vérifiées par une dissection.

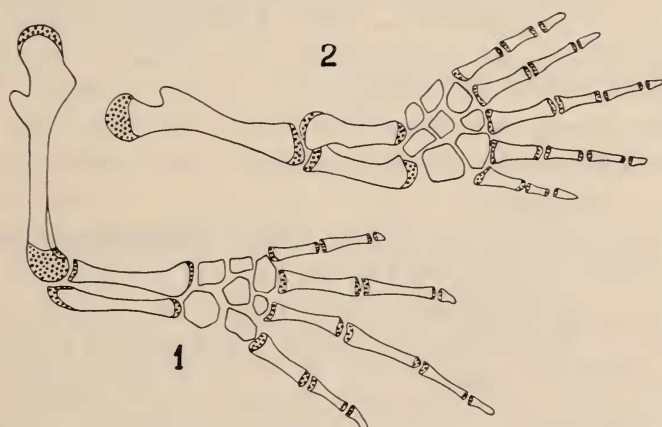


FIG. 1.

Squelette du membre antérieur droit de *Triton cristatus*.

FIG. 2.

Squelette du membre postérieur droit de *Triton cristatus*.

Le seul inconvénient est que le vert de méthyle colore parfois la musculature, ce qui obscurcit la pièce. Dans ce cas, un séjour prolongé dans le salicylate de méthyle apporte en général une différenciation suffisante. Il convient néanmoins de surveiller de très près la coloration au vert de méthyle.

Sur les dessins reproduits dans ce travail, les os sont en blanc, les cartilages en pointillés et les seconds plans en hachures.

Il m'a paru utile, en constatant le manque de détails des auteurs à ce sujet, de reproduire le squelette normal d'un membre antérieur et celui d'un membre postérieur, chez le *Triton cristatus*. En voici la description:

I. *Membre antérieur* (fig. 1).

a) Stylopode: Humerus.

b) Zeugopode: Radius et cubitus.

c) Autopode:

1^o Carpe à 7 pièces: Radial, cubital-intermédiaire (soudés), central, carpiens II, III, IV et V.

2^o Métacarpe: 4 métacarpiens.

3^o 4 Doigts: 1, 2 et 4: 2 phalanges; 3: 3 phalanges.

II. *Membre postérieur* (fig. 2).

a) Stylopode: Fémur.

b) Zeugopode: Tibia et péroné.

c) Autopode:

1^o Tarse à 8 pièces: Tibial, intermédiaire, péronéal, tarsiens I-II (soudés), III, IV et V.

2^o Métatarse: 5 métatarsiens.

3^o 5 Doigts: 1, 4 et 5: 2 phalanges; 2 et 3: 3 phalanges.

CHAPITRE II.

TRANSPLANTATION DE TARSES ET DE CARPES EN POSITION NORMALE DANS LE STYLOPODE DÉSOSSÉ

Les opérations ont été faites de la façon suivante: après incision longitudinale et dorsale de la peau de la cuisse, j'extrais le fémur ainsi que la plus grande partie de la musculature, j'évite de léser le nerf sciatique qui est ensuite sectionné au niveau du greffon. Dans la partie ainsi évidée, le tarse ou le carpe, prélevés sur le même individu et dénudés, sont placés, en position normale au point de vue des axes antéro-postérieur et proximo-distal. La plaie est ensuite fermée par quelques points de suture. Au bout d'un temps variable, une quinzaine de jours pendant la saison

favorable, l'animal est radiographié de façon à obtenir des renseignements sur la position exacte du transplant. On ampute alors la cuisse de telle manière que la section passe à travers le transplant. Naturellement, il est impossible de dépasser un certain degré de précision, si bien que certains transplants sont à peine entamés par l'incision tandis que d'autres subissent l'ablation de la plus grande partie de leur masse. Une radiographie ultérieure, ainsi que l'examen des pièces prélevées, renseignent dans chaque cas sur l'étendue du transplant qui a été conservé. Il peut arriver aussi que le greffon ne soit pas touché, ou, au contraire, qu'il soit complètement enlevé, surtout si l'amputation est suivie d'infection.

Les expériences ont porté sur 23 animaux qui ont reçu des greffes de tarses et sur 17 tritons ayant été l'objet de transplantations de carpes.

Il convient, pour l'étude des résultats, de distinguer trois cas. Dans le premier, la section ayant intéressé indiscutablement le tarse ou le carpe implantés, c'est de ces transplants que la régénération est partie, le stylopode porte-greffe n'intervenant que par sa partie cutanée. Dans un second cas, le régénérat obtenu est une chimère, dont le point de départ est mixte, ayant son siège à la fois dans le transplant et dans le stylopode porte-greffe. Enfin, dans une troisième catégorie de cas, le transplant n'a pas été atteint par la section ou a changé d'orientation, si bien qu'il s'agit alors d'une régénération normale du stylopode à laquelle le tarse ou le carpe greffés ne prennent aucune part.

1. Régénération à partir du greffon.

A. *Tarses.*

Triton n° 8. — Animal opéré le 21 février 1934. Le 15 mars, le greffon est vérifié radiographiquement avant d'être réséqué. Ensuite, l'animal est mis à l'étuve à 23°. Un mois plus tard, il présente un bourgeon au stade palette (voir SCHOTTÉ, 1926). Le 15 mai, les doigts sont individualisés. Une radiographie faite neuf mois après l'opération montre que le squelette régénéré est partiellement ossifié. Le membre, qui se présentait sous l'aspect d'une patte phocomèle, a été prélevé en janvier 1936, c'est-à-dire deux ans après l'opération. La pièce colorée et éclaircie montre

que le squelette du tarse implanté, qui comptait encore cinq os après la résection du greffon, a été complété et présente huit os normalement conformés. Il n'y a que quatre métatarsiens. Le second et le troisième orteils ont deux phalanges; le premier et le quatrième n'en ont qu'une. On ne voit pas d'élément du zeugopode.

Triton n° 501. — Cet animal et les suivants ont été opérés en juillet 1937 et les pièces ont été prélevées trois mois plus tard. Il y a régénération d'une patte phocomèle à quatre doigts. A côté des deux os restants du greffon (probablement le tibial et l'intermédiaire), qui ont été complétés par du cartilage, sept tarsiens cartilagineux ont été formés. Leur forme et leur disposition sont assez proches de celles d'un tarse normal. Il y a quatre métatarsiens dont le second paraît pénétrer dans le tarse parce qu'il se trouve sur un plan différent. Le premier et le quatrième orteils comportent une phalange, le second et le troisième en ont deux. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 512. — Extérieurement, l'autopode régénéré présentait trois doigts bien individualisés mais situés sur un plan faisant un angle d'environ 45° avec l'horizontale. La résection à travers le greffon avait fait disparaître une partie des tarsiens II, III, IV et avait complètement éliminé le cinquième. La pièce éclaircie montre que les sept os du greffon ont été plus ou moins déplacés et transformés. Ceux qui étaient intéressés par la coupe ont été complétés par du cartilage. En outre, une rangée de cinq petits tarsiens cartilagineux a été régénérée distalement. Les trois doigts sont aussi cartilagineux. Le premier a deux phalanges tandis que les deux autres n'en ont qu'une. La taille de toutes les pièces squelettiques est très réduite. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 513 (fig. 3). — Il s'agit d'une patte phocomèle présentant quatre doigts fortement palmés. Les tarsiens III et IV qui avaient été éliminés par la résection, sont remplacés par trois pièces cartilagineuses, tandis que le central et le tarsien II qui avaient été intéressés par la coupe, sont simplement complétés par du cartilage. La figure 3 montre la différence de taille entre les os du greffon, qui n'ont pas été déformés ni déplacés, et les pièces régénérées. Des quatre doigts régénérés, trois sont normaux, mais le quatrième n'a qu'une phalange au lieu de deux. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 514. —

Extérieurement, le régénérat était un autopode à quatre doigts courts et gros. L'examen du squelette montre qu'après la résection du greffon, seuls le tibial et l'intermédiaire ont été conservés. Des proliférations cartilagineuses les ont agrandis distalement. De plus, huit nouveaux tarsiens à l'état de cartilages, disposés approximativement sur deux rangs de quatre, ont été formés. Trois d'entre eux sont de très petite taille. Ce tarse comprend donc au total dix pièces. Non seulement il n'y a que quatre doigts, mais ceux-ci sont incomplets. Les trois premiers portent chacun deux phalanges et le quatrième n'en a qu'une. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 515 (fig. 4).

— Régénération d'une patte phocomèle à cinq doigts courts et palmés. L'éclaircissement montre qu'après résection, le greffon se compose encore du tibial, de l'intermédiaire, du péronéal, du central

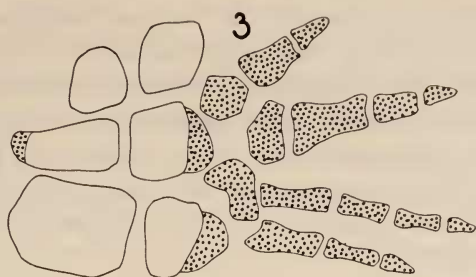


FIG. 3.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 513 (greffe de tarse droit dans le stylopode droit).

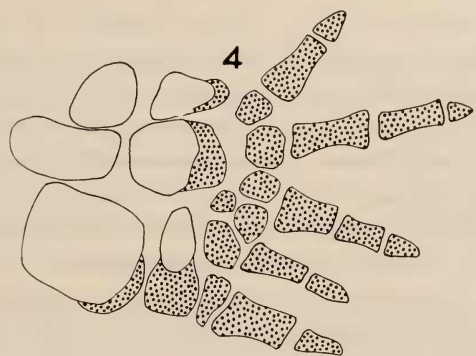


FIG. 4.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 515 (greffe de tarse droit dans le stylopode droit).

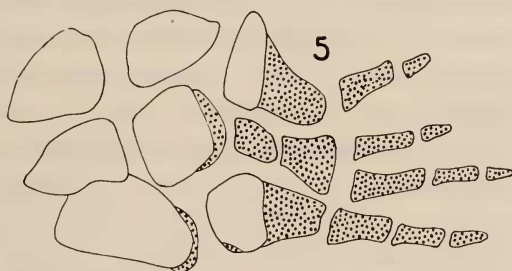


FIG. 5.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 527 (greffe de tarse droit dans le stylopode droit).

et des tarsiens II et V. Ces trois derniers, intéressés par la coupe, ont été recouverts distalement par du cartilage. Sept nouveaux éléments cartilagineux complètent distalement ce tarse. On remarquera la taille très réduite de ces nouvelles pièces de cartilage, en comparaison des os du greffon qui sont de grandeur normale. Les cinq doigts ont un squelette incomplet: il leur manque à chacun une phalange. Il n'y a aucune trace de zeugopode dans ce régénérat.

Triton n° 517. — Les os restants du greffon sont au nombre de sept et ont été un peu dispersés en largeur. Ceux qui sont situés distalement ont été agrandis par des proliférations cartilagineuses et six nouveaux tarsiens, arrangés en un triangle dont le sommet est dirigé vers le quatrième doigt, ont été néoformés. Les quatre doigts qui, extérieurement, étaient peu individualisés, présentent chacun une phalange en moins, sauf le quatrième qui est complet. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 526. — Régénérat constitué par un autopode très épais et plissé appliqué à la ceinture pelvienne. Les doigts, au nombre de six, sont très irrégulièrement développés et seuls deux d'entre eux ont une taille normale. Les autres sont peu différenciés. L'examen du squelette montre que cinq os du tarse ont été conservés après l'amputation dans le greffon. On reconnaît le tibial, l'intermédiaire et le tarsien II; les deux autres ne peuvent être identifiés avec certitude. Le squelette régénéré consiste en six pièces cartilagineuses plus petites que les os du greffon et placées distalement par rapport à ces derniers. L'un de ces cartilages, de forme allongée, semble résulter de la fusion de deux pièces. Il y a un doigt supplémentaire, mais il lui manque une phalange ainsi qu'aux cinq autres. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 527 (fig. 5). — Au moment du prélèvement du régénérat, l'aspect extérieur de la pièce était celui d'une patte phocomèle à quatre doigts très faiblement incisés. Une vérification radiographique après l'amputation avait montré que seuls des fragments distaux des tarsiens II, III et IV avaient été enlevés. La pièce éclaircie présente, dorsalement, le squelette reproduit à la figure 5. En comparant cette figure avec celle d'un autopode normal, on peut voir que les os du greffon n'ont pas subi de grands remaniements. Cependant, le troisième tarsien a été déplacé en

direction craniale et le quatrième a été éliminé. Dans l'espace ainsi ménagé entre les tarsiens II et III, deux pièces cartilagineuses ont été néoformées. Les tarsiens II et III qui avaient été intéressés par l'amputation ont subi une hyperrégénération cartilagineuse, distalement. Le tibial et le central, bien que n'ayant pas été entamés, présentent aussi une légère prolifération de cartilage. Quatre doigts seulement ont été régénérés; ils ont tous un nombre de phalanges incomplet, sauf le premier. On n'aperçoit pas trace d'éléments du zeugopode.

Triton n° 529. — Cet animal régénéra un autopode rattaché directement au tronc et possédant quatre doigts bien différenciés, disposés en éventail. L'éclaircissement montre que le tibial et la moitié de l'intermédiaire ont été conservés après l'amputation du greffon. Ces deux os ont été largement agrandis par une prolifération cartilagineuse. Le péronéal est remplacé par un gros cartilage soudé à l'intermédiaire. Le central ainsi que les tarsiens II et V ont été régénérés; leur situation et leur forme sont normales. Par contre, les tarsiens III et IV ont été remplacés par une rangée de cinq petits cartilages. Il manque une phalange à chacun des quatre doigts régénérés. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 531. — Au bout de quatre mois, cet animal ne présentait qu'un régénérat incomplet, constitué par un bourgeon arrondi et pigmenté, d'où surgissait un doigt unique. Les trois os qui restaient après l'amputation dans le greffon sont difficiles à identifier, car ils ont été déplacés et déformés. Ils sont complétés distalement par du cartilage. De plus, six pièces cartilagineuses ayant la forme typique des os du tarse ont été formées distalement (leur position est légèrement craniale par rapport à celle des os du greffon). Le doigt est formé d'un métatarsien et d'une phalange, tous deux cartilagineux. Il n'y a aucune pièce du zeugopode.

A ces onze cas de régénération effectuée à partir des tarsiens implantés, il convient d'ajouter trois animaux chez lesquels la section intéressa effectivement le greffon, mais chez qui, pour une cause inconnue, la régénération se limita à la production d'un bourgeon sans formation d'orteils. Dans un cas, il n'y eut aucune régénération de pièce squelettique; dans les deux autres, il y eut formation de deux et de trois petits cartilages tarsiens, sans aucune différenciation ultérieure.

B. Carpes.

Triton n° 505 (fig. 6). — Le greffon, probablement altéré par suite d'une infection qui s'est déclarée après l'amputation, est vérifié radiographiquement après guérison. Une partie du cubital-intermédiaire et une partie du radial ont subsisté. Au moment où est prélevé le régénérat, il se présente sous la forme d'un autopode relié directement à la ceinture scapulaire et montre trois doigts normaux, bien individualisés. Les deux os du greffon sont complétés par du cartilage. Les autres carpiens ont été régénérés mais sont cartilagineux et plus petits que dans une patte normale. De plus, le deuxième carpien a été dédoublé, ce qui porte le nombre total des pièces du carpe à huit au lieu de sept. Les doigts présentent un squelette complet, si l'on admet que celui qui manque est le troisième. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 507. — Régénération d'une patte phocomèle à quatre doigts bien individualisés. L'examen du squelette montre que cinq os du greffon ont subsisté après l'amputation; ils ont été complétés par du cartilage. Ils sont suivis de huit petits carpiens cartilagineux grossièrement disposés sur deux rangs de quatre. Quatre doigts complètent cet autopode. Il n'y a pas d'éléments du zeugopode.

Triton n° 508 (fig. 7). — Le régénérat se présentait extérieurement sous l'aspect d'un autopode épais et plissé, relié directement au tronc. Les doigts, au nombre de quatre, étaient normaux, quoique un peu courts. L'amputation avait été faite à travers le cinquième carpien, le central et le deuxième carpien. Les carpiens III et IV avaient donc été éliminés. Comme on peut le constater sur la figure 7, les os du greffon n'ont pas bougé. Les carpiens II et V ont été complétés. Les carpiens III et IV ont été remplacés par trois petits cartilages. Les quatre doigts ont un squelette cartilagineux mais normal. Il n'y a pas d'élément du zeugopode.

Triton n° 510. — Le régénérat consiste en une patte phocomèle à quatre doigts. L'amputation dans le greffon avait fait disparaître le radial, les carpiens II, III et IV et avait entamé le central et le cinquième carpien. Seul le cubital-intermédiaire était intact. Les deux os sectionnés ont été complétés distalement et une rangée de cinq cartilages ayant la forme typique des carpiens a été néo-

formée. Le carpe régénéré a donc huit pièces. Il manque une phalange au troisième doigt. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 518. — Au moment où elle a été prélevée, cette patte se présentait sous la forme d'un autopode épais et plissé, relié

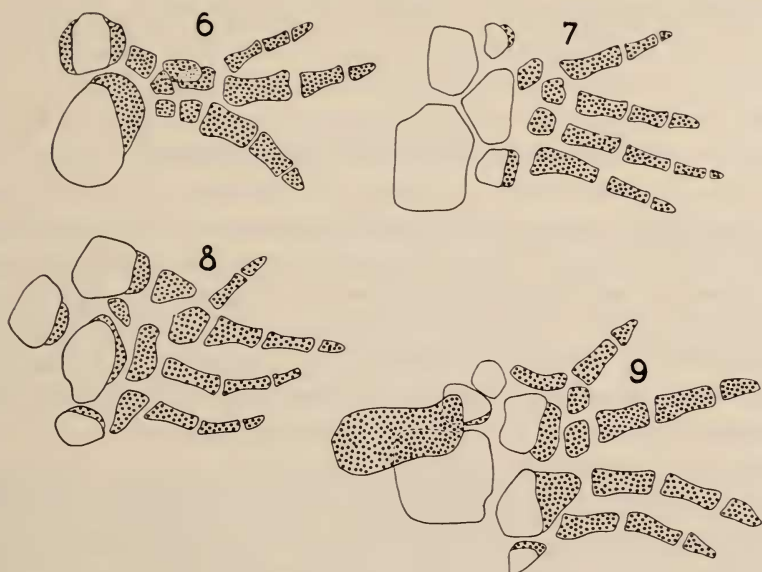


FIG. 6.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 505
(greffe de carpe droit dans le stylopode droit).

FIG. 7.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 508
(greffe de carpe droit dans le stylopode droit).

FIG. 8.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 519
(greffe de carpe droit dans le stylopode droit).

FIG. 9.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 500
(greffe de tarse dans le stylopode droit). Vue dorsale.

directement au tronc de l'animal. L'examen du squelette montre qu'après l'amputation, le cubital-intermédiaire, le radial, le central et les carpiens II et V ont subsisté. Les trois derniers, qui avaient été coupés partiellement, sont complétés par du cartilage. Quant au cubital-intermédiaire et au radial, ils sont soudés. En outre, une rangée distale de quatre carpiens cartilagineux a été régénérée.

Le carpe de cet autopode comprend, par conséquent, neuf pièces dont quatre sont entièrement nouvelles et remplacent les deux qui manquaient après l'amputation. Le premier doigt n'a qu'une phalange, le second est complet et les deux autres ont chacun une phalange en moins. Il n'y a pas de pièces du zeugopode.

Triton n° 519 (fig. 8). — L'animal a régénéré une patte phocomèle dont le premier doigt est court; les deux suivants sont normaux; le dernier est déformé et rabattu contre le troisième. La figure 8 montre que les quatre os subsistant après l'amputation dans le greffon, ont été complétés par du cartilage, surtout distalement. Les trois os manquants du carpe sont remplacés par cinq pièces cartilagineuses qui, sans être disposées comme celles d'un carpe normal ni en avoir la forme précise, ne peuvent cependant être considérées que comme des éléments carpiens. La disposition irrégulière de ces carpiens a donné une direction anormale aux doigts dont le squelette est incomplet. Il manque une phalange au premier et une phalange au troisième doigt. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 521. — Ce régénérat présentait un aspect extérieur curieux. C'était un autopode à quatre doigts, mais dont le premier et le quatrième doigt, très épais, étaient dédoublés par une légère incisure. Le greffon, qui, après l'amputation, avait été nécrosé par une infection, est réduit à un carpien de taille normale, accompagné de deux nodules osseux, seuls restes de deux autres carpiens. Ces deux petits os sont complétés par de fortes proliférations cartilagineuses qui les entourent complètement et en font des carpiens de taille normale. Le troisième os du greffon a aussi été le siège d'une certaine prolifération cartilagineuse. Quatre pièces de cartilage néoformées complètent ce carpe qui est tout à fait normal quant au nombre des pièces, à leur forme et à leur disposition. Par contre, les quatre métacarpiens sont très épais et courts, et, n'était leur situation, pourraient être confondus avec des carpiens. Le deuxième et le troisième doigt sont normaux. Le premier est dédoublé depuis le métacarpien. L'une des branches a deux phalanges et l'autre n'en a qu'une. Le cinquième doigt est aussi normal. La première phalange est incisée distalement dans le sens de la longueur et chaque partie ainsi formée est surmontée d'une deuxième phalange. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 535. — Quatre mois après l'opération, le régénérat ne présentait toujours qu'un cône très allongé et pigmenté en jaune clair. L'examen du squelette montre que les trois os restants du greffon ont donné naissance à deux nouveaux carpiens petits et cartilagineux et ont été eux-mêmes complétés par un peu de cartilage. Les choses en sont restées là. On ne voit pas de pièces du zeugopode.

2. Régénération mixte (stylopode et greffon).

Triton n° 18. — Au moment où la patte régénérée a été prélevée, 18 mois après l'opération, elle était courte et portait cinq doigts anormalement disposés. En examinant le squelette, on peut remarquer que le greffon, composé de sept os, a été déplacé dorsalement en même temps qu'il a subi une rotation d'un quart de tour à gauche. Ceci a permis à la base, c'est-à-dire à la cuisse désossée, de fournir un régénérat consistant en deux os du zeugopode qui, vus dorsalement, sont en partie masqués par le greffon. Ils sont suivis de huit os du tarse disposés sans ordre défini et de quatre doigts dont un seul est complet. Les autres ont une phalange en moins. A partir du greffon s'est développé un seul doigt qui est placé obliquement et sur un plan plus dorsal que les autres. Son métatarsien est placé en travers du tarse formé par la régénération stylopodique.

Triton n° 500 (fig. 9). — Au bout de trois mois, le régénérat se présentait sous la forme d'une patte phocomèle à quatre doigts. Prélevée à ce moment, cette pièce montre un squelette encore cartilagineux. Un élément du zeugopode part de la base et vient buter contre les os du greffon. Celui-ci est formé de six os du tarse plus ou moins déformés et complétés par du cartilage. Trois tarsiens sont néoformés, ce qui porte le total des os du tarse à neuf. Les tarsiens régénérés sont notablement plus petits que ceux du greffon; leur forme est anormale et ils sont disposés irrégulièrement. Il y a quatre métatarsiens dont les trois premiers ont deux phalanges et le dernier une seule.

Triton n° 516 (fig. 10). — Quatre mois après la greffe, le régénérat montrait une patte très courte, à cinq doigts bien individualisés,

mais très inégalement développés. L'étude du squelette montre que la base et le greffon ont tous deux participé à la nouvelle formation. Des os restants du greffon (voir fig. 10), le n° 2 a été déplacé dorsalement, ce qui a permis une régénération à partir de la base. La pièce 5 provient sans doute de la fusion des deux éléments du zeugopode régénérés. Sur la même ligne, distalement, on trouve les trois tarsiens n°s 6, 9 et 13, qui doivent provenir aussi du stylopode, ainsi que les trois doigts à squelette anormal qui leur font suite. La régénération provenant du greffon s'est effectuée, semble-t-il: *a*) à partir du tarsien n° 3 (fortement réduit par l'amputation), sous la forme d'une prolifération cartilagineuse et du cartilage n° 10; *b*) à partir de l'os n° 1, par une prolifération cartilagineuse ainsi que par les pièces de tarse n°s 4, 7, 8, 11 et 12 suivies de deux doigts à squelette incomplet dont les phalanges sont très courtes. On pourrait même considérer le métatarsien du premier doigt comme un treizième tarsien. La position de la pièce n° 5 montre qu'elle a été formée à partir de la base. Cette régénération mixte a été facilitée par le déplacement de l'os n° 2 du greffon.

Triton n° 530. — Après l'opération, qui eut lieu le 15 juillet 1937, le greffon fut atteint par une infection, aussi l'amputation ne fut-elle pas pratiquée. Il y eut néanmoins régénération. Une radiographie prise après guérison (environ 1 mois après l'opération) permit de constater que sept os du tarse greffé avaient été conservés, mais que quatre d'entre eux avaient été fortement réduits. L'examen du squelette montra que les os du greffon avaient été déplacés, ce qui rend leur détermination impossible. Ils ont été agrandis par du cartilage, spécialement ceux qui avaient subi une forte réduction par l'infection. Quatre tarsiens cartilagineux et trois doigts complètent cette régénération.

Le nombre total des pièces du tarse est donc de onze, il manque deux doigts, et ceux qui ont été régénérés ont une phalange en moins. Deux grosses pièces cartilagineuses assez allongées viennent buter contre le greffon, proximale. Leur forme est celle des os du zeugopode; le péroné est soudé à deux os du greffon. Ces deux pièces sont beaucoup plus courtes que normalement. Etant donnée leur situation, elles ne peuvent avoir été formées que par la base, dont la régénération s'explique par l'absence d'amputation dans le greffon. L'influence de ce dernier s'est néanmoins exercée; aussi les

tissus du moignon n'ont-ils produit que le début d'une régénération bientôt arrêtée par la présence du greffon.

Triton n° 509. — Régénération d'un autopode à six doigts non disposés dans un plan. Trois os du greffon ont subsisté et donné naissance distalement à quatre ou cinq carpiens cartilagineux, suivis

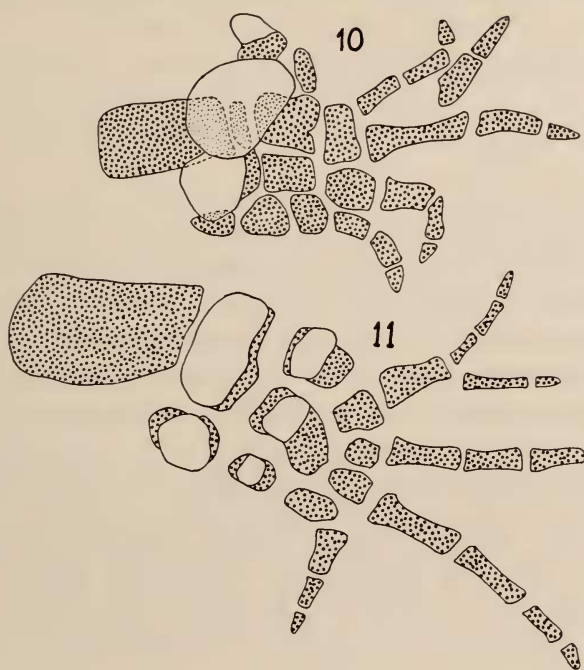


FIG. 10.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 516 (greffe de tarse droit dans le stylopode droit).

FIG. 11.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 523 (greffe de carpe droit dans le stylopode droit).

de cinq doigts à squelette incomplet. Les os restants du greffon étant peu nombreux et n'occupant pas un espace suffisant, n'ont pas inhibé complètement la régénération du moignon qui s'est manifestée par la formation de deux os du zeugopode soudés, suivis de trois carpiens, de deux métacarpiens et d'une phalange. Le doigt provenant de la régénération de la base a une direction très différente de celle des doigts provenant du greffon.

Triton n° 511. — Une infection s'étant déclarée peu après l'opération, le greffon n'a pas été amputé. Trois carpiens sont restés, dont deux très rapetissés par la nécrose. Le plus petit a été complété par du cartilage. Six carpiens cartilagineux ont été formés distalement. L'un d'eux est d'une taille double de celle des autres et résulte probablement d'une fusion. Les quatre doigts qui complètent distalement ce régénérat n'ont qu'une phalange chacun. Proximale-ment par rapport au greffon se trouvent deux pièces du zeugopode régénérées par le stylopode. Elles sont placées de biais. Cette régénération mixte s'explique par l'absence d'amputation du greffon (cf. n° 530).

Triton n° 523 (fig. 11). — Le régénérat fut prélevé à l'âge de quatre mois. Extérieurement, c'était une patte très courte à cinq doigts palmés, dont le premier et le dernier étaient très petits. De plus, le premier était dédoublé. L'éclaircissement montre le squelette reproduit sur la figure 11. La grosse pièce de cartilage que l'on voit proximale-ment est soit un humérus, soit (ce qui est plus probable) un radius et un cubitus soudés. On peut constater que les cinq os du greffon ont été remaniés et agrandis par des proliférations cartilagineuses. Une rangée de quatre carpiens a été formée distalement, ce qui porte à neuf le nombre des pièces de ce carpe. Les trois premiers doigts ont un squelette normal, mais le quatrième est dédoublé à partir du métacarpien. L'autopode régénéré l'a été manifestement par le greffon. Cependant, le bras porte-greffe a fourni un élément du zeugopode qui est venu buter contre le transplant.

3. Régénération à partir de la base seulement.

A. Le greffon a basculé.

Triton n° 15. — L'examen du squelette, d'abord par radiographie, puis par éclaircissement, montre que le greffon a basculé dans la cuisse en direction dorso-caudale. A son niveau, mais plus ventralement, se trouvent deux os allongés que l'on peut facilement identifier comme étant le tibia et le péroné. Ils sont suivis de quatre os qui représentent le tarse. Ces os sont plus gros que ceux du greffon et trois d'entre eux ont une forme plus allongée que des tarsiens normaux. Leur taille et leur forme anormales montrent

qu'ils doivent résulter de fusions et qu'ils représentent les huit os qui devraient figurer dans ce tarse. Les trois métatarsiens qui complètent ce régénérat n'ont que deux phalanges chacun. Il n'y a pas de fémur, ce qui correspond aux résultats obtenus par BISCHLER en 1927. Cet auteur avait constaté qu'un segment de patte désossé régénérât le squelette des parties distales, mais pas son propre squelette.

Triton n° 528. — Le régénérat comporte cinq doigts dont un seul est d'une longueur normale, les autres sont mal individualisés. L'éclaircissement montre que le greffon, qui, après amputation, comportait encore sept os, a été repoussé en direction craniale. La base a régénéré une pièce cartilagineuse, probablement un fémur, qui est dirigée longitudinalement et en sens cranio-caudal par rapport au corps de l'animal. Cet élément est suivi d'une pièce du zeugopode représentée par un seul cartilage assez allongé. L'autopode est formé de six tarsiens disposés irrégulièrement et de cinq doigts incomplets. La direction anormale des os du stylopode et du zeugopode montre que le régénérat, parti de la base, a contourné le greffon.

Triton n° 504. — Un seul os du greffon a été conservé après l'amputation et il a été légèrement déplacé en direction ventro-caudale. La petitesse de ce reliquat explique qu'il n'ait rien donné et qu'il ait été déplacé par le régénérat provenant de la base. Celle-ci a fourni un humérus cartilagineux, de taille normale mais à contour simplifié, dont la partie distale est au niveau du greffon. Distalement, deux cartilages allongés représentent le zeugopode. Le carpe n'a que cinq pièces dont l'une se trouve entre les deux éléments du zeugopode. Les deux premiers doigts ont un squelette complet, tandis qu'il manque une phalange aux deux autres.

Triton n° 520. — Trois os du greffon ont été conservés, dont deux sont fortement réduits. Ils ont été déplacés dorsalement. La base a régénéré un long cartilage qui représente probablement le zeugopode dont les deux os auraient été soudés. Il est suivi de sept carpiens disposés irrégulièrement, et de trois doigts très incomplets.

B. Perte du greffon.

Triton n° 10. — Le greffon fut arraché lors de l'amputation. La patte régénérée fut prélevée seulement deux ans plus tard.

Le squelette est parfaitement ossifié. Il se compose d'un zeugopode normal, mais assez court. Le tarse n'a que sept os au lieu de huit. Les cinq doigts ont un squelette complet. Il n'y a pas de fémur, ce qui est conforme aux résultats de BISCHLER (1927).

Triton n° 502. — Perte du greffon à la suite d'une infection. Le régénérat fourni par la base comprend les deux os du zeugopode, suivis d'un tarse à six pièces et de quatre doigts à chacun desquels il manque une phalange.

Triton n° 503. — Le régénérat possède un fémur à contour sommaire, suivi des deux os du zeugopode plus courts que normalement et de cinq tarsiens seulement. Il n'y a que trois doigts qui portent seulement une phalange chacun.

Triton n° 506. — Grefon résorbé par une infection. Le régénérat se compose du zeugopode, d'un carpe normal et de trois doigts dont deux ont une phalange en moins.

Triton n° 522. — Grefon arraché lors de l'amputation. Le zeugopode et l'autopode, régénérés par la base, sont complets.

Triton n° 524. — Grefon perdu par infection. Le régénérat se compose d'un stylopode, d'un zeugopode et d'un autopode normaux.

Triton n° 525. — Grefon résorbé à la suite d'une infection. Le régénérat présente un stylopode, un zeugopode et un autopode parfaitement constitués.

RÉSUMÉ ET DISCUSSION DES RÉSULTATS.

Sur 40 cas ayant donné un résultat :

- I. 22 régénérats sont partis du greffon.
 - II. 7 régénérats sont mixtes.
 - III. 4 régénérats sont partis de la base, le greffon ayant basculé.
 - IV. 7 régénérats sont partis de la base, par perte du greffon.
- Le tableau suivant résume ces résultats (les chiffres indiquent le nombre de pièces squelettiques).

	Nu- méros	Stylo- pode	Zeugo- pode	T. ¹ ou C. ² greffon	Autopode		Nom- bre de doigts
					T. ou C. régé- nérat	T. ou C. total	
<i>I. Rég. greffon :</i>							
Tarse	8	0	0	5	3	8	4*
	501	0	0	2	7	9	4*
	512	0	0	7	5	12	3*
	513	0	0	6	3	9	4*
	514	0	0	2	8	10	4*
	515	0	0	6	7	13	5*
	517	0	0	7	6	13	4*
	526	0	0	5	6	11	6*
	527	0	0	7	2	9	4*
	529	0	0	2	8	10	4*
	531	0	0	3	6	9	1*
	532	0	0	3	0	3	0
	533	0	0	2	2	4	0
	534	0	0	6	3	9	0
<i>Carpe.</i>							
	505	0	0	2	6	8	3
	507	0	0	5	8	13	4*
	508	0	0	5	3	8	4
	510	0	0	3	5	8	4*
	518	0	0	5	4	9	4*
	519	0	0	4	5	9	4*
	521	0	0	3	4	7	4*
	535	0	0	3	2	5	0
<i>II. Rég. mixte :</i>							
Tarse	18	0	2	7	8	15	4*
	500	0	1	6	3	9	4*
	516	0	1	3	9	12	5*
	530	0	2	7	4	11	3*
<i>Carpe.</i>							
	509	0	1	3	7	10	7*
	511	0	2	3	6	9	4*
	523	0	1	5	4	9	4*
<i>III. Rég. base (greff. basculé) :</i>							
Tarse	15	0	2	6	4	10	3*
	528	1	1	7	6	13	4*
<i>Carpe.</i>							
	504	1	2	1	5	6	4*
	520	0	1	3	7	10	3*

¹ Os du tarse.² Os du carpe.

* Les doigts marqués d'un astérisque sont incomplets.

	Nu- méros	Stylo- pode	Zeugo- pode	T. ¹ ou C. ² greffon	Autopode		Nom- bre de doigts
					T. ou C. régé- nérat	T. ou C. total	
IV. Rég. base (perte greffon):							
Tarse	10	0	2	0	7	7	5
	502	0	2	0	6	6	4*
	503	1	2	0	5	5	3*
Carpe. . . .	506	0	2	0	7	7	3*
	522	0	1	0	7	7	4
	524	1	2	0	7	7	4
	525	1	2	0	7	7	4

¹ Os du tarse.

² Os du carpe.

* Les doigts marqués d'un astérisque sont incomplets.

A. Dans 22 cas, la régénération a eu pour point de départ exclusif le segment d'autopode (tarse ou carpe) implanté et intéressé par la section. L'analyse des parties squelettiques régénérées permet de formuler les remarques suivantes.

1. Au point de vue qualitatif, il n'y a eu, dans aucun cas, formation de pièces du stylopode ou du zeugopode. L'autopode transplanté ne reforme donc que de l'autopode.

2. Au point de vue quantitatif, la régénération n'est pas un simple complètement du transplant dans le sens distal. D'une part, le nombre des os néoformés est, dans une certaine mesure, indépendant du nombre de ceux qui ont persisté dans le greffon après l'amputation. Ceci ne saurait surprendre, puisque la régénération procède des parties molles du transplant et non des pièces squelettiques. D'autre part, le nombre total des os tarsiens ou carpiens (ceux du greffon plus ceux du régénérat) est presque toujours supérieur à celui des mêmes os dans un tarse ou un carpe normal.

3. Cependant, on ne saurait conclure que le segment greffé régénère un autopode complet, car ce n'est qu'exceptionnellement que les os du régénérat correspondent numériquement à ceux d'un tarse ou d'un carpe entier.

4. Dans les cas où il y a plus d'os régénérés qu'il n'en faut

pour compléter le squelette du greffon, ces pièces sont toujours petites (voir fig. 4, par exemple).

5. En ce qui concerne le nombre des doigts et des orteils, celui des premiers, régénérés par un greffon de carpe, est généralement normal, tandis que le nombre des orteils produits par un transplant tarsien est très souvent réduit. Presque toujours, il manque une ou plusieurs phalanges.

6. D'une façon générale, les pièces squelettiques régénérées sont plus petites que des os normaux; leur forme et leur disposition sont toujours quelque peu atypiques.

B. Dans 7 cas, la régénération a été mixte, la prolifération s'étant faite à la fois à partir de la base, c'est-à-dire du stylopode porte-greffe, et à partir du transplant. Cette régénération mixte peut être attribuée aux causes suivantes:

a) Petitesse du greffon et déplacement des os restants.

Les cas 509 et 516 rentrent dans cette catégorie. La base a participé à la régénération de l'autopode; le nombre des pièces squelettiques néoformées est donc assez élevé (7 carpiens et 7 doigts dans un cas, 9 tarsiens et 5 doigts dans l'autre).

b) Infection et non-résection ou résection tardive du greffon.

Exemple: nos 18, 511, 530.

Dans le cas du n° 18, la plus grande partie de l'autopode régénéré provient de la base, la résection du greffon ayant été très tardive. Quant aux nos 511 et 530, ils ont subi tout de suite une infection, ce qui a permis à la base de produire un début de régénérat qui est venu buter contre le greffon et n'a pas participé à la formation de l'autopode. Celui-ci provient du greffon qui a régénéré après guérison.

c) Reliquat de tissus mous dans le stylopode désossé.

Les nos 500 et 523 sont dans ce cas. La base a fourni un début de régénérat qui est venu buter contre le greffon, sans participer à la formation de l'autopode.

Ces différents faits montrent qu'une concurrence peut s'établir entre la régénération du greffon et celle de la base. Cependant, grâce à l'obstacle mécanique que représente le greffon, la régéné-

ration de la base est presque toujours inhibée. Dans les nos 500, 511, 523 et 530, les autopodes néoformés ne proviennent que du greffon et le rôle du moignon a été insignifiant.

C. Enfin, dans onze cas, la régénération est partie exclusivement du stylopode porte-greffe, sans participation du transplant. Dans sept cas, le transplant a été purement et simplement perdu. Il s'agit de régénération témoin à partir de la base. Dans les quatre autres cas, le greffon, s'étant déplacé, n'a pas été atteint par la section. Bien que le régénérat ait son point de départ dans la base, le nombre des os tarsiens ou carpiens néoformés est inférieur à la normale: il semble que ce résultat soit dû à une action empêchante exercée par le greffon formant obstacle mécanique.

En résumé, les 26 cas dans lesquels la régénération a eu son point de départ dans le transplant confirment les résultats obtenus par V. BISCHLER (1926). Cet auteur avait observé six cas de régénération à partir d'un tarse implanté dans la cuisse désossée: il y avait eu reconstitution d'éléments de l'autopode seulement.

Plusieurs faits montrent l'importance qu'il faut attribuer à des influences mécaniques. L'inhibition de la régénération à partir de la base en présence du greffon, les anomalies dans la forme, la taille et la situation des os régénérés, peuvent leur être attribuées. Leur rôle est également mis en évidence dans les déviations et les inhibitions partielles observées lors de régénérations mixtes ou quand le greffon a basculé. (Exemple: os du zeugopode soudés ou raccourcis parce qu'ils viennent buter contre le greffon.)

CHAPITRE III.

TRANSPLANTATION DE TARSES ET DE CARPES SUR LE DOS OU DANS LA QUEUE

Les expériences de transplantation de segments tarsiens ou carpiens dans le stylopode avaient l'inconvénient de provoquer, dans un nombre important de cas, une compétition entre les activités régénératrices de la base au niveau de laquelle était faite

l'amputation et celles du transplant intéressé par la même section. Il était donc indiqué d'étudier la capacité régénératrice de l'autopode en le transplantant, soit dans une zone n'ayant pas d'activité régénératrice propre (dos), soit dans une région douée de potentialités néoformatrices entièrement différentes (queue).

A. Greffes de tarses et de carpes sur le dos (série B).

1. *Tarses.*

La patte postérieure est amputée à la limite proximale du tarse. Ensuite, l'autopode est dénudé de sa peau, tandis que le métatarse et les phalanges sont enlevés au scalpel. Le tarse ainsi préparé est introduit dans une incision longitudinale pratiquée à mi-longueur du dos, à 3-4 mm. de la crête dorsale. La musculature du lieu d'implantation est un peu cisailée afin de favoriser la reprise du greffon, puis la peau est refermée par quelques points de suture. Quinze à vingt jours plus tard, le greffon étant bien fixé, la peau est découpée de façon à dégager largement la partie distale du transplant qui est alors réséqué à travers les os du tarse.

Cinq animaux subirent cette opération le 6 avril 1936. Tous les greffons furent placés en position homopleurale et dorso-dorsale. Trois d'entre eux ont fourni un régénérat. Les deux autres, quoique n'ayant subi aucune infection, n'ont pas présenté de régénération, malgré plusieurs résections de la peau et du greffon.

Triton n° 259 (fig. 12). — Un seul os du tarse, probablement le tibial, a été conservé après l'amputation dans le greffon et à la suite des remaniements dus à sa situation anormale. Au bout de plusieurs mois, il se forma une patte miniature dont le squelette cartilagineux se composait de deux tarsiens. L'un, assez gros et allongé, pourrait bien provenir de la fusion de deux pièces. Ces tarsiens sont suivis de trois doigts dont le squelette est incomplet. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 260 (fig. 13). — C'est seulement trois mois après l'amputation que la régénération a commencé par un bourgeon qui avait fini d'évoluer deux mois plus tard et se présentait alors comme un autopode double à dix doigts. L'étude du squelette montre que le greffon a été inversé par erreur. Quatre os ont été

conservés, mais déplacés. Trois d'entre eux sont complétés distalement par du cartilage. Les tarsiens régénérés, disposés en éventail, sont au nombre de huit, ce qui porte le nombre total des pièces

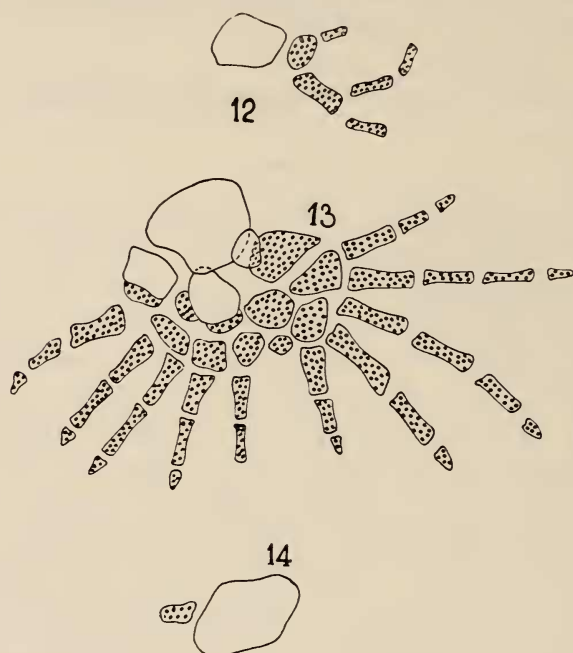


FIG. 12.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 259
(greffe de tarse droit sur le dos).

FIG. 13.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 260
(greffe de tarse droit dans le flanc droit).

FIG. 14.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 248
(greffe de carpe gauche dans le flanc gauche).

du tarse à douze. Les doigts forment deux groupes nettement séparés. Le squelette du premier (cranialement) est complet. Le squelette du second, qui obéit à la règle de symétrie des duplicatures (BATESON), a une phalange en moins à chaque doigt. Il n'y a pas d'élément de zeugopode.

Triton n° 261. — Cet animal n'a commencé à régénérer que trois mois après l'amputation du greffon, alors que la patte amputée par le prélèvement de ce dernier avait déjà reconstitué un autopode à doigts différenciés. Au bout de sept mois, le régénérat consistait en une protubérance arrondie, surmontée d'un seul doigt. L'éclaircissement de la pièce montre que deux tarsiens du greffon ont subsisté et ont donné naissance à un doigt dont le squelette cartilagineux se compose d'un métatarse et de deux phalanges. Il n'y a pas trace de zeugopode.

2. *Carpes.*

Même technique que pour les greffes de tarsiens. Quatre animaux ont été opérés le 14 mars 1936. L'amputation dans le greffon fut pratiquée quinze jours plus tard. Au bout d'un mois, des bourgeons s'étaient formés, mais, au lieu d'évoluer, ils se mirent à régresser et à se pigmenter. Les pièces furent prélevées en octobre 1936. Trois d'entre elles ne présentaient plus aucun squelette; le greffon était complètement résorbé. Une seule pièce (n° 248, fig. 14) avait encore un tarsien assez gros suivi d'un cartilage néoformé ayant la forme d'une phalange.

A la même date, les régénérats témoins fournis par les pattes où avaient été prélevés les greffons, avaient fini d'évoluer et étaient devenus des autopodes normaux.

REMARQUES ET CONCLUSIONS.

On pouvait faire le reproche aux expériences de la série A d'être orthotopiques et par conséquent de ne pas exprimer les potentialités exactes des greffons, à cause de l'influence possible du territoire d'implantation. Il était donc intéressant de voir si la transplantation d'un même segment de membre sur un territoire neutre changerait la nature du régénérat produit. On peut constater que:

1. Sur neuf animaux opérés, il n'y a eu que quatre régénérations.
2. Les régénérats sont très petits et très incomplets (sauf le n° 260, cas de duplication, ce qui correspond aux résultats de BELKIN, 1933).

3. Seule la partie distale par rapport au greffon est régénérée. Il n'y a nulle part trace de stylopode ou de zeugopode.
4. L'importance du greffon a une influence sur celle du régénérat.
5. La régression et les remaniements des greffons sont considérables.
6. La régénération débute très tardivement (environ trois mois après l'opération).

La situation très anormale du greffon diminue notablement sa capacité régénératrice (seulement un tiers de résultats positifs). Les nouvelles liaisons nerveuses et vasculaires du greffon nécessitent des remaniements profonds, ce qui entraîne un grand retard dans la régénération et une diminution du blastème régénérateur. L'insuffisance de matériel formateur se manifeste par une diminution des pièces squelettiques régénérées. Ceci confirme l'idée d'une action quantitative exercée par un segment de membre sur la masse du blastème, mais n'exclut pas une action qualitative.

Dans le cas du n° 260, la duplication est due au renversement du greffon (GRÄPER 1922, BELKIN 1933). Le squelette des autopodes néoformés est moins incomplet que dans les autres cas, ce qui s'explique par la présence d'un reliquat de greffon plus important.

B. Greffes de tarsi et de carpes par transfixion dans la queue (série C).

Le segment de membre à greffer est coupé aux ciseaux. On enlève la peau en ayant soin d'en laisser un anneau à chaque extrémité afin que le greffon ne puisse pas glisser trop facilement dans l'incision où il sera implanté. Cette incision est faite au scalpel. Elle est longitudinale, traverse la queue de part en part à un ou deux centimètres de la ceinture pelvienne et n'est séparée des vertèbres que par une très faible épaisseur de tissus mous. De cette façon, on peut espérer fournir au greffon de bonnes conditions d'innervation et de vascularisation. Le segment préparé est introduit en position homopleurale et dorso-dorsale dans la fente pratiquée et il est encore fixé de chaque côté par un point de suture.

Première série.

Dix animaux furent opérés du 15 au 30 novembre 1934 et placés jusqu'au printemps suivant dans une étuve à 23°. Deux animaux perdirent leur greffon. Au bout de deux mois, les huit autres présentaient un petit bourgeon rouge à chaque extrémité du greffon. Un mois plus tard, quatre de ces bourgeons n'avaient pas évolué et ils étaient même recouverts par une peau épaisse. Celle-ci fut grattée à plusieurs reprises au scalpel et les greffons furent réséqués distalement. Malgré cela, ces animaux ne donnèrent pas de résultats intéressants. Six mois après l'opération, leurs greffons avaient engendré, de chaque côté, de petites queues sans squelette, d'environ 2 mm. de longueur, comme il s'en forme par l'introduction de corps étrangers (par exemple du celluloïde) dans le lophioderme de la nageoire caudale. Une radiographie prise le 10 mai 1935 montra que les greffons avaient été presque entièrement résorbés.

Les quatre autres animaux donnèrent les résultats suivants:

Triton n° 80 (fig. 15). — Dans ce cas, après ablation, le membre antérieur gauche avait été dénudé de sa peau, puis implanté par transfixion en position dorso-dorsale, la main à gauche. A droite, la section passait par le coude, et à gauche par les métacarpiens. Le greffon fut réséqué plus tard à travers le carpe. Au bout de quatre mois, la partie distale avait régénéré un autopode à trois doigts. La partie proximale ne présentait plus qu'une légère protubérance recouverte par la peau et fut réséquée à plusieurs reprises sans succès. Sur une radiographie prise onze mois après l'opération, le squelette du régénérat apparaît presque entièrement ossifié. L'éclaircissement de la pièce montre que la partie proximale du squelette du greffon (radius et cubitus) a formé une légère prolifération cartilagineuse sans intérêt, alors que la partie distale, où quatre os du carpe avaient été conservés après résection, a régénéré quatre carpiens encore cartilagineux ainsi que du cartilage complétant les os atteints par la coupe. Les trois doigts sont ossifiés, mais il manque une phalange à chacun d'eux.

Triton n° 104 (fig. 16). — Quatre mois après l'opération, chaque extrémité du greffon avait provoqué la formation d'une petite queue. Celle se trouvant à la partie distale était la plus développée. Une radiographie prise à ce moment montre que les os du greffon ont été déformés et déplacés, mais sont toujours au nombre de huit.

La pièce prélevée et éclaircie un an plus tard présente un tarsien supplémentaire à la partie distale. L'extrémité proximale n'a rien régénéré.

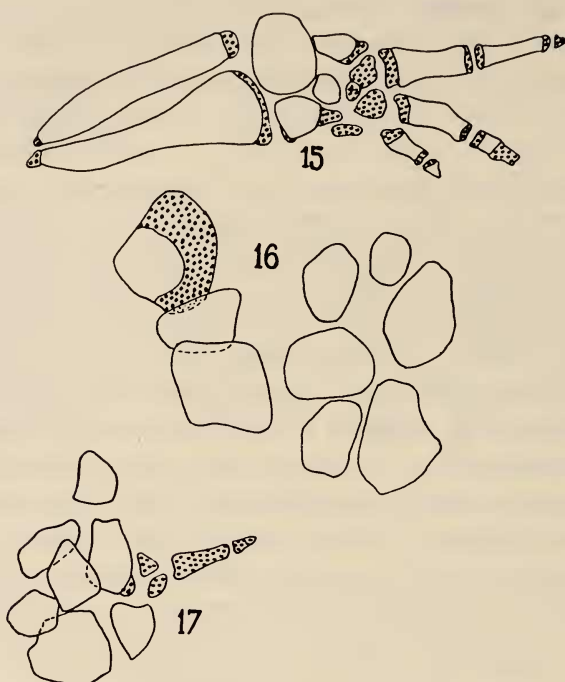


FIG. 15.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 80 (greffe par transfixion de l'avant-bras et du carpe gauche dans la queue).

FIG. 16.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 104 (greffe par transfixion de tarse gauche dans la queue).

FIG. 17.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 109 (greffe par transfixion de la demi-jambe et du demi-pied droits dans la queue).

Triton n° 109 (fig. 17). — Le greffon consistait en un fragment du membre postérieur droit transfixé. A droite, la section passait par l'articulation tarso-métatarsienne et, à gauche, à travers la jambe. Au bout de quatre mois, une petite queue s'était formée distalement, alors que du côté proximal, il n'y avait qu'une légère saillie recouverte de peau. Les deux extrémités furent réséquées.

La partie distale produisit une chimère queue-patte, mais proximale-ment il n'apparut qu'une protubérance sans intérêt. La pièce éclaircie montre un squelette composé de sept os du tarse, plus ou moins déformés et déplacés, qui sont le reliquat du greffon. L'un de ces os a été le siège d'une légère prolifération cartilagineuse suivie de deux petits tarsiens et d'un doigt à squelette incomplet.

Triton n° 110. — Une radiographie prise quatre mois après l'opération montre que le greffon a été presque complètement résorbé. Proximale-ment, il ne se produisit aucune régénération. Distale-ment, il se forma une petite queue avec un axe cartilagineux fixé au reliquat squelettique du greffon, qui ne formait plus qu'une seule masse osseuse.

Deuxième série.

Dix-huit animaux furent opérés de la même façon en août 1935. Deux animaux moururent peu après l'opération, tandis que tous les autres, après plusieurs résections, donnèrent naissance à de petites queues conjonctivo-épithéliales sans intérêt.

REMARQUES ET CONCLUSIONS.

Ces transfixations offrent le grand intérêt de présenter deux surfaces de régénération possible: l'une proximale et l'autre distale. Elles permettent donc aux greffons une plus libre expression de leurs potentialités que dans les expériences précédentes.

Sur 28 animaux opérés, deux sont morts, deux ont perdu leur greffon, vingt n'ont pas donné un résultat intéressant, et quatre seulement ont fourni un régénérat. La saison ne semble pas avoir joué un rôle primordial dans ces succès. Cette série d'opérations appelle les remarques suivantes:

1. Il n'y a que 11% de résultats positifs (trois cas sur 28).
2. Lorsque le greffon est très petit (tarse seul et surtout carpe seul), il est résorbé ou enrobé dans du cartilage et ne régénère pas. Dans les cas les plus favorables, il y a régénération d'une chimère possédant un squelette très rudimentaire.

3. Les régénérats sont petits, aussi bien dans la taille que dans le nombre des pièces.
4. La régénération ne se produit qu'à l'extrémité distale du greffon.
5. Seuls les éléments distaux par rapport au greffon sont reconstitués. Il n'y a jamais ni stylopode, ni zeugopode régénérés.
6. La régression du greffon est fréquente, et les remaniements, souvent considérables, consistent en déplacements d'os et en soudures.
7. Il se forme très souvent des queues ou des chimères lophodermiques aux extrémités du greffon.
8. La régénération se déclenche très tardivement (deux mois), ce qui correspond à une remarque de BELKIN (1934), mais par contre, la calcification du squelette régénéré semble précoce.

Le très faible pourcentage de résultats positifs provient, avant tout, de la grande différence anatomique existant entre le greffon (très petit) et le lieu d'implantation, ce qui rend difficiles les connexions vasculaires et nerveuses. Comme dans la série précédente, les résultats suggèrent l'idée d'une action quantitative liée aux segments greffés, mais rien ne s'oppose à l'existence d'une propriété qualitative localisée. L'insuffisance de matériel squelettogène se traduit par une diminution du nombre des os de l'autopode régénéré. La polarité du greffon se manifeste par une régénération unilatérale produite distalement. La calcification relativement rapide des parties squelettiques régénérées tient peut-être au lieu d'implantation. La formation de petites queues provient simplement de l'excitation à la croissance du territoire queue, par la présence du greffon (GUYÉNOT et SCHOTTÉ 1926, BOVET 1930). La non-régénération proximale montre que l'influence du segment n'est pas seulement qualitative. Si le greffon n'avait pas aussi une action quantitative, il y aurait production d'un autopode à chaque extrémité.

La conclusion essentielle de ces expériences de greffes de tarse ou de carpes dans le dos et la queue est que, dans aucun cas, la régénération n'a donné naissance à des pièces osseuses du stylo-

pode ou du zeugopode. Comme ici aucune influence de la base ne peut compliquer les résultats, il faut donc en conclure, en conformité avec ce que nous ont appris les greffes à l'intérieur de la cuisse désossée, que l'autopode a des aptitudes régénératrices qualitativement définies et qu'il ne peut jamais produire autre chose que de l'autopode.

CHAPITRE IV.

TRANSPLANTATION DANS LE STYLOPODE DE TARSES ET DE CARPES EN POSITION RENVERSÉE (SÉRIE D)

Si les potentialités régénératrices de l'autopode sont une expression de la qualité de ce segment, considéré dans son ensemble comme un territoire de régénération, il est évident qu'il doit, en tous points, manifester les mêmes propriétés, sur sa face distale comme sur sa face proximale. Si ses potentialités sont, au contraire, la résultante d'un gradient, décroissant de l'épaule aux doigts, on peut supposer que la capacité régénératrice serait un peu plus grande sur la face proximale de l'autopode que sur sa face distale. C'est pourquoi j'ai pratiqué selon la technique déjà indiquée, dans le stylopede désossé, des transplantations d'autopodes en position renversée, c'est-à-dire la face proximale tournée vers l'extrémité distale du membre.

Sur douze animaux opérés entre le 15 mars et le 15 avril 1934, dix ont survécu. Au bout de deux mois, un examen radiographique ayant été pratiqué avant et après l'opération, les membres portegreffe furent amputés. Il faut, ici encore, distinguer trois sortes de résultats (voir chapitre II).

1. Régénération à partir du greffon.

Triton n° 25 (fig. 18 et 19). — Six mois après l'opération, le régénérat consistait en un long autopode qui n'évolua plus de façon appréciable jusqu'au prélèvement de la pièce, un an plus tard.

Extérieurement, cet autopode comprend cinq doigts de taille décroissante du premier au dernier. L'examen du squelette montre que les trois ou quatre os du greffon ont donné naissance, distalement, à un nouveau tarse composé de onze ou douze pièces petites

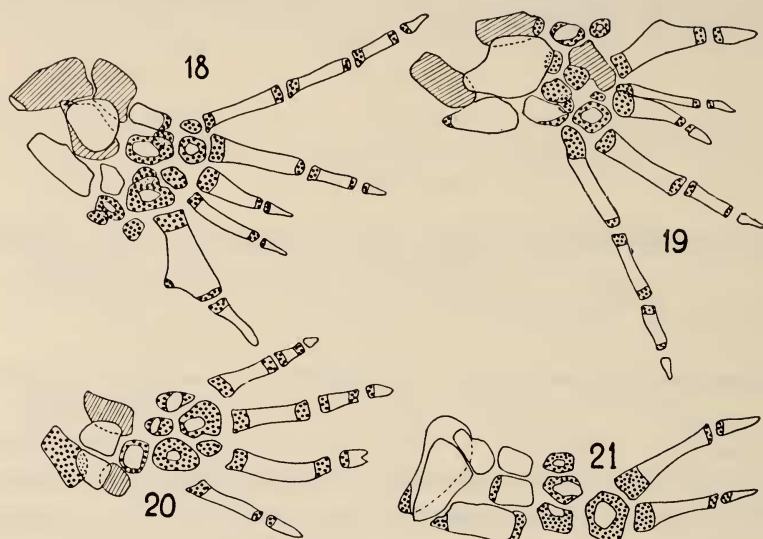


FIG. 18.

Squelette du membre régénéré par l'animal n° 25
(greffe de tarse droit renversé dans la cuisse droite). Vue dorsale.

FIG. 19.

Le même, vue ventrale.

FIG. 20.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 27
(greffe de tarse droit renversé dans la cuisse). Vue dorsale.

FIG. 21.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 28
(greffe de tarse droit renversé).

et plus ou moins ossifiées. Le premier doigt a une phalange supplémentaire alors qu'il en manque une à chacun des autres. Proximement, deux os allongés, provenant d'une régénération de la base, viennent buter contre le greffon.

Triton n° 27 (fig. 20). — En six mois, cet animal régénéra une patte phocomèle à quatre doigts. Le squelette du greffon comprenait

encore quatre os après l'amputation. Il a été complété par six nouvelles pièces du tarse partiellement ossifiées et quatre doigts ayant chacun une phalange en moins. Proximale, une pièce cartilagineuse assez allongée et épaisse représente peut-être un début de régénération de la base qui a été enrayée par la présence du greffon.

Triton n° 28 (fig. 21). — Au moment de l'ablation du fémur, les muscles de la cuisse furent laissés en place. Au bout de six mois, la petite patte régénérée avait quatre doigts et sa direction était anormale. Un an plus tard, cette patte s'était allongée et n'avait plus que deux doigts. Presque à son origine, elle formait un coude ankylosé à environ 90°, ce qui lui donnait une direction parallèle au corps, les doigts dirigés en arrière. L'éclaircissement de la pièce montre que les tarsiens du greffon ont subi des remaniements, des soudures, et qu'ils ont donné naissance à quatre nouveaux tarsiens en partie ossifiés. Ceux-ci ne sont suivis que de deux doigts à une seule phalange, bien qu'au début de la régénération, on ait pu en voir quatre, extérieurement. L'absence de trois doigts doit provenir du fait que le blastème de régénération s'est trouvé étranglé par la musculature de la cuisse qui n'avait pas été enlevée (GUYÉNOT 1923, BISCHLER 1927: Relation entre la masse du blastème et la morphologie du régénérat). Proximale, une grosse pièce osseuse placée en travers peut être considérée soit comme provenant de la base (zeugopode), ce qui serait confirmé par la direction anormale de la patte (le greffon a basculé), soit comme étant le résultat de soudures dans le squelette du greffon.

2. Régénération mixte (base et greffon).

Triton n° 19. — Quinze jours après l'amputation dans le greffon, il y avait déjà un début de régénération. Six mois plus tard, le régénérat avait fini d'évoluer et présentait une patte phocomèle à six doigts palmés dont les deux premiers étaient très rapprochés l'un de l'autre. La pièce éclaircie montre que deux des tarsiens du greffon sont restés indépendants. Les autres se sont soudés en une masse sans forme déterminée. Le régénérat du greffon consiste en trois tarsiens ossifiés et plus ou moins reliés par des plages cartilagineuses. Ils sont suivis de cinq doigts complets. Du côté

antérieur, mais sur un plan plus ventral, la base a donné naissance à deux os allongés ayant la forme du tibia et du péroné, mais un peu plus courts que normalement. Ces deux pièces sont suivies de deux tarsiens partiellement ossifiés placés l'un devant l'autre, et d'un doigt n'ayant qu'une phalange.

Triton n° 20 (fig. 22). — La pièce fut prélevée dix-huit mois après l'opération. Extérieurement, c'était une patte très courte à

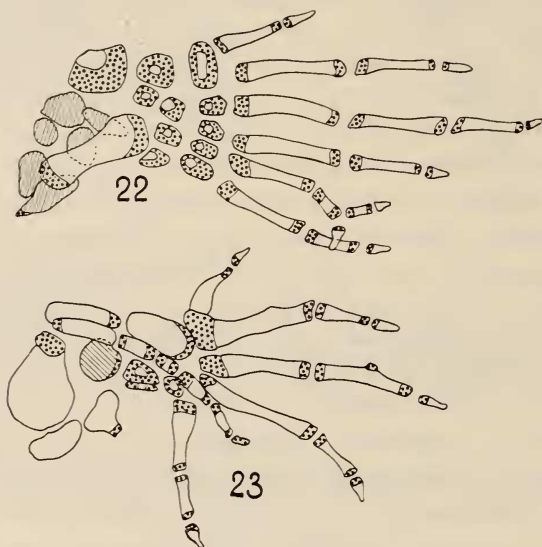


FIG. 22.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 20
(greffe de tarse droit renversé dans la cuisse).

FIG. 23.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 24
(greffe de tarse droit renversé dans la cuisse droite). Vue dorsale.

six doigts. L'examen du squelette révèle que le greffon avait légèrement basculé, ce qui permit à la base de développer un régénérat côte à côte avec celui du greffon. Après l'amputation, celui-ci avait encore six os. Le transplant a donné naissance à sept tarsiens, en partie ossifiés, et à quatre doigts dont le premier n'a qu'une phalange. Ce régénérat est situé cranialement. A côté, mais plus en arrière, la base a fourni un os allongé qui doit être

un tibia. Il est suivi de quatre tarsiens et de deux doigts dont l'un est bifurqué. La régénération du péroné, de quatre des tarsiens et de trois des doigts a été inhibée par la présence du greffon. L'explication de cette inhibition est sans doute la même que pour le n° 28 (rétrécissement de la surface de sortie du régénérat).

Triton n° 21. — Cet animal a également fourni un régénérat consistant en une patte courte à six doigts. Malheureusement, la coloration de la pièce ayant mal réussi, il est difficile d'en donner une interprétation sûre. Il semble bien, cependant, que ce cas soit de même nature que le précédent, sans qu'on puisse préciser quelles sont les parts respectives du greffon et de la base.

Triton n° 24 (fig. 23). — Régénération d'une patte très courte à six doigts irréguliers, séparés en deux séries de trois par une sorte d'articulation longitudinale. L'éclaircissement montre qu'il s'agit d'une régénération mixte greffon-base. Les os du greffon, au nombre de quatre, ayant été légèrement déplacés en direction caudale, la base a pu produire un régénérat réduit (voir cas 28), consistant en une pièce allongée, fendue incomplètement dans sa longueur et qui peut être considérée comme étant un zeugopode. Cette pièce est suivie de cinq autres, partiellement ossifiées et placées sur une seule rangée longitudinale. Les deux premières sont sans doute des tarsiens et les trois autres constituent le squelette d'un doigt. Quant au greffon, il a régénéré quatre tarsiens partiellement ossifiés dont l'un est beaucoup plus développé que les autres et provient peut-être d'une soudure. Les cinq doigts complétant le régénérat du greffon sont incomplets; trois d'entre eux ont une phalange en moins.

Triton n° 30. — L'examen du squelette montre que le greffon a été légèrement dévié en direction craniale. A côté de lui, caudalement, la base a régénéré un os ayant la forme d'un tibia. Sur l'extrémité distale de celui-ci, se trouve soudée une masse osseuse qui doit provenir de la fusion de plusieurs tarsiens régénérés par le greffon et par la base. Plus caudalement, à la place qui devrait être occupée par le péroné, se trouvent deux tarsiens suivis d'un doigt. Quant au greffon, auquel il restait cinq tarsiens après l'amputation, il a fourni une partie de l'amalgame d'os soudés au tibia, plus un gros tarsien placé devant, dont la taille indique qu'il doit aussi résulter de soudures. Il est surmonté de deux

doigts. Une liaison intime des deux blastèmes a eu pour résultat de produire ces soudures qui rendent le squelette régénéré très anormal.

3. Régénération à partir de la base.

Triton n° 26. — Extérieurement, la patte régénérée était courte et présentait cinq doigts. L'examen du squelette montre que le greffon a basculé en direction caudale, ce qui a permis à la base de produire un zeugopode dont le péroné est cependant mal défini, ayant été gêné dans son développement par la présence du greffon. L'autopode a un tarse normal, mais il n'a que quatre doigts dont le troisième a une phalange en moins.

Triton n° 31. — C'est le seul cas de cette série dans lequel il n'y ait pas eu d'amputation dans le greffon. Ceci a déterminé une régénération à partir de la base. Le régénérat comprend un zeugopode appliqué sur le greffon. Il est suivi d'un tarse à cinq pièces seulement et de cinq doigts dont deux ont une phalange en moins.

REMARQUES ET CONCLUSIONS.

1. Sur les dix résultats obtenus, trois régénérats sont partis du greffon, mais la base a produit un début de régénération qui a échoué contre le greffon. Cinq régénérats résultent d'une combinaison base-greffon. Dans deux cas, la base seule a régénéré (dans un cas, le greffon a basculé et dans l'autre il n'a pas été réséqué).

2. La régénération est de même nature que dans la série où torses et carpes sont en position normale: seuls les éléments distaux par rapport au greffon sont régénérés. Il n'y a pas trace de zeugopode ou de stylopode régénérés par le greffon.

3. La régénération est un peu plus lente à se déclencher que si le greffon était en position normale.

4. L'action de la base n'est jamais complètement inhibée et les régénérations mixtes sont fréquentes.

5. L'orientation de cette régénération proximale (en sens inverse sur l'axe longitudinal) est la même que celle que l'on obtiendrait par greffe d'un segment hétéropleural en position normale. Il n'y

a pas de duplication, malgré l'orientation anormale du régénérat par rapport au lieu d'implantation, ce qui est contraire à une observation de GRÄPER (1922).

Les autres faits (nombre, taille, forme des pièces squelettiques régénérées) sont les mêmes que pour la série A.

En résumé, le sens du fragment implanté n'importe pas, qualitativement : ses potentialités sont les mêmes, qu'il soit en position normale ou en position renversée.

Dans ce dernier cas, l'axe antéro-postérieur subissant une rotation de 180° , l'orientation du régénérat se fait selon la règle de Harrisson (GRÄPER 1922). Cette différence d'orientation est utile pour distinguer les régénérats provenant de la base de ceux provenant du greffon. D'après les résultats obtenus dans cette série et par les greffes dans la queue, on peut constater que la polarité sur l'axe longitudinal est proximo-distale, si le fragment a la possibilité de régénérer dans les deux sens, mais qu'elle est inversée (disto-proximale), si la régénération normale est inhibée. On peut attribuer le léger retard de la régénération du greffon à l'établissement de nouvelles connexions vasculaires et nerveuses (BELKIN 1934). C'est ce retard qui permet souvent à la base de fournir un début de régénération.

CHAPITRE V.

POTENTIALITÉS DE DEUX AUTOPODES JUXTAPOSÉS

Les expériences précédentes ont montré qu'un autopode, où qu'il se trouve transplanté, manifeste toujours des potentialités régénératrices définies et limitées à la néoformation de parties autopodiques (tarse ou carpe; métatarse ou métacarpe, orteils ou doigts). On peut donc envisager une détermination d'ordre qualitatif.

Cette conclusion n'exclut pas une influence quantitative de la masse transplantée, puisque le volume du régénérat (nombre de pièces du tarse ou du carpe, nombre des doigts) dépend, dans une

certaine mesure, de la masse du transplant qui subsiste après l'amputation.

Les expériences dont il sera question dans ce chapitre avaient pour but de rechercher si la détermination qualitative de l'autopode pouvait être ramenée à une question d'ordre quantitatif. On pouvait, en effet, imaginer que si le stylopode régénère zeugopode et autopode, tandis que l'autopode ne reforme que de l'autopode, cette différence pouvait être due à ce que la cuisse amputée forme un plus volumineux blastème de régénération que le pied.

C'est pourquoi j'ai cherché à doubler la masse du blastème régénératif en transplantant côte à côte et suivant diverses orientations, deux autopodes, soit à l'intérieur du stylopode désossé et en grande partie évidé, soit dans le dos. La question était de savoir si les deux transplants contribueraient à la formation d'un seul blastème géant, évoluant à la façon d'une partie unique, ou si les deux transplants, gardant leur autonomie, agiraient côte à côte en produisant une chimère.

1. Greffe de deux autopodes dans le stylopode (série E).

La greffe des deux tarse ou carpes a été pratiquée respectivement dans la cuisse ou le bras droits, selon une technique analogue à celle employée dans la série A. Le greffon gauche était placé tantôt sur le greffon droit, tantôt dessous, mais toujours en position proximo-distale. L'axe antéro-postérieur du greffon gauche était donc inversé. Le nerf sciatique ou brachial était amené entre les deux greffons dans l'espoir d'assurer rapidement une innervation convenable. L'amputation fut pratiquée après la greffe. Vingt animaux ont été opérés en juin 1934 et huit en mai 1936. Huit ont perdu leurs greffons (souvent expulsés par des contractions musculaires à cause de leur gros volume), six sont morts avant d'avoir fourni un régénérat complet. Les quatorze autres ont donné les résultats suivants:

A. Régénération à partir des greffons.

Triton n° 34 (fig. 24 et 25). — Ce sujet fut réamputé à travers les greffons un mois après l'opération. Une petite patte se développa. Une radiographie prise neuf mois après la résection montra que le squelette du régénérat était encore très mal ossifié; il n'ap-

paraissait presque pas, alors que le squelette régénéré de la patte témoin (gauche) était parfaitement net. Au moment où la pièce fut prélevée, un an et demi après l'opération, c'était une patte courte à trois doigts dont le dernier était très petit. L'éclaircissement montra que le greffon tarse gauche (dessus) avait sept os et le greffon tarse droit (dessous) cinq os, après la résection. Les deux pièces distales du tarse droit ont subi une légère prolifération cartilagineuse. Le tarse néoformé qui fait suite et qui est formé de cinq pièces, est suivi de trois doigts dont deux ont une phalange en moins. Il est probable que seul le tarse droit a participé à cette régénération, car cette dernière est sur le même plan que lui et ce greffon a tous ses axes normaux. De plus, il a subi une légère prolifération distalement. La plus grosse des pièces du tarse régénéré semble provenir d'une soudure. Il n'y a en tout cas pas trace de zeugopode.

Triton n° 42 (fig. 26). — Sur une radiographie prise neuf mois après la résection, le squelette du régénérat apparaît à peine, alors que celui du régénérat témoin (patte gauche) est déjà nettement visible. La patte néoformée n'a qu'un gros doigt. Au moment du prélèvement de la pièce, huit mois plus tard, il n'y avait toujours que ce doigt unique inséré sur un gros moignon formé par les deux greffons. Le tarse gauche (greffon supérieur) possède encore cinq os, alors que le tarse droit (dessous) en a huit. Le régénérat, qui est sur le même plan que le tarse droit greffé, se compose de deux tarsiens dont l'un est beaucoup plus gros que l'autre, et d'un doigt à deux phalanges. Ce régénérat est encore cartilagineux. Ce cas est à rapprocher du précédent. D'après sa position, le régénérat provient du tarse droit. Il est très incomplet parce que le blastème a été étranglé par la cicatrisation. Cette régénération tardive est due probablement à une innervation défectueuse. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 46. — Les greffons furent réséqués un mois après la greffe. Le régénérat consistait en une patte courte qui fut radiographiée huit mois plus tard. Son squelette est peu visible sur la radiographie. L'éclaircissement montre que les deux greffons sont restés en place et que le tarse régénéré se compose de cinq os. Les cinq doigts sont complets. Il n'y a aucune pièce qui puisse être interprétée comme appartenant au zeugopode.

Triton n° 56. — Dans ce cas, une nouvelle résection intéressant les transplants fut pratiquée un mois et demi après l'opération, alors qu'il y avait déjà un début de régénération. Une radiographie prise huit mois plus tard montre le squelette du régénérat déjà calcifié. Les deux greffons sont bien en place et ils ont donné naissance à un tarse surmonté de quatre doigts. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 292. — L'examen du squelette régénéré permet de constater que les greffons avaient été réduits par une infection et ne présentaient plus que deux os. Ceux-ci sont suivis d'un carpe comprenant huit pièces et de cinq doigts. La base a tout de même formé un os allongé qui vient buter contre les restes des greffons. Six autres doigts, qui apparaissent extérieurement, n'ont pas de squelette. La position du reliquat des greffons ainsi que la nature du régénérat semblent bien indiquer que seuls les greffons ont participé à la régénération distale. Il n'y a pas trace de zeugopode à partir des carpes greffés.

Triton n° 293 (fig. 27). — Ce cas est comparable au précédent. La pièce fut prélevée cinq mois après la greffe. C'était une patte courte, à trois doigts, dont deux étaient dédoublés. L'examen du squelette montre que la base a fourni un début de régénération consistant en un long cartilage dédoublé qui semble appartenir au zeugopode et qui vient buter contre le reliquat du greffon formé seulement de deux carpiens. Ceux-ci ont subi une légère prolifération cartilagineuse et sont suivis de cinq nouveaux carpiens surmontés de trois doigts dont l'un est dédoublé à partir du métacarpe. Il manque deux phalanges et un métacarpien. A la suite du greffon, on n'aperçoit aucune pièce pouvant appartenir au zeugopode.

Triton n° 295 (fig. 28 et 29). — Après éclaircissement du régénérat qui consistait en une patte courte à quatorze doigts, la détermination des os fut rendue difficile à cause de l'enchevêtrement et de la superposition des différentes parties. Un premier examen montrait l'existence d'un squelette dans huit des doigts. La pièce fut disséquée afin de séparer les deux greffons et leurs régénérats. On peut voir (fig. 28 et 29) que chaque greffon avait produit un autopode. Le greffon gauche, qui était dessus, avait quatre carpiens. Il y a six nouveaux carpiens et trois doigts (l'un

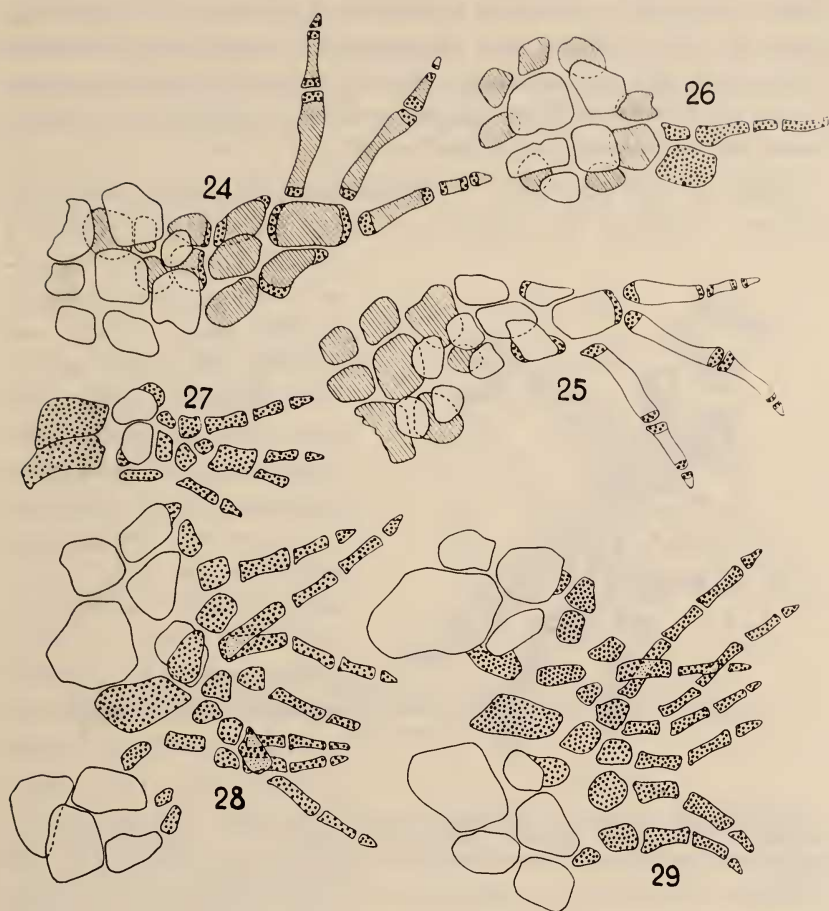


FIG. 24.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 34 (greffe de deux tarsi en position normale dans la cuisse droite). Vue dorsale.

FIG. 25.

Le même, vue ventrale.

FIG. 26.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 42 (greffe de deux tarsi en position normale dans la cuisse droite). Vue dorsale.

FIG. 27.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 293 (greffe de deux carpes dans le bras droit).

FIG. 28.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 295 (greffe de deux carpes dans le bras droit). Vue dorsale.

FIG. 29.

Le même, vue ventrale.

d'eux fut arraché pendant la dissection). Le greffon droit (dessous) formé de cinq carpiens en a régénéré huit, suivis de cinq doigts. Il manque quelques phalanges. Il n'y a pas trace de zeugopode et l'on peut constater que chaque greffon a manifesté ses propres potentialités, comme s'il avait été seul.

Triton n° 296 (fig. 30). — Régénération de deux autopodes accolés. L'examen du squelette montre que chaque greffon a



FIG. 30.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 296 (greffe de deux carpes en position normale dans le bras droit). Vue dorsale.

produit son propre régénérat. Le carpe droit (dessous) présente sept os qui ont régénéré une petite main à deux doigts. Le carpe n'est formé que de deux cartilages assez gros, provenant probablement de soudures. Il y a un seul métacarpien surmonté de trois phalanges placées les unes à côté des autres. L'autre greffon possède six carpiens en partie complétés par du cartilage. Quatre nouveaux carpiens leur font suite. Trois doigts incomplets terminent ce régénérat. Les différences de plans montrent que chaque greffon a

produit une régénération autonome. Il n'y a pas trace de zeugopode.

B. Régénération à partir de la base.

Triton n° 36 (fig. 31). — Les greffons n'ont pas été intéressés par l'amputation. Une radiographie prise dix mois après l'opération montre un régénérat dont le squelette est déjà bien ossifié. On distingue un zeugopode et un autopode. La figure 27 montre que le greffon gauche (dessus) comptait huit os et le greffon droit cinq os. Le zeugopode régénéré est tout à fait normal. L'autopode possède un tarse complet, mais la disposition des os n'est pas normale. Les cinq doigts sont incomplets. Ce type de régénérat

correspond à celui qu'on obtient à partir du stylopode, après extraction du fémur et amputation dans la cuisse. Il est donc correct d'interpréter ce régénérat comme provenant de la base. L'absence de régénération à partir des greffons s'explique par le fait qu'ils n'ont pas été réséqués. Ceci a permis à la base de manifester ses propres potentialités qui correspondent à celles observées par BISCHLER (1927).

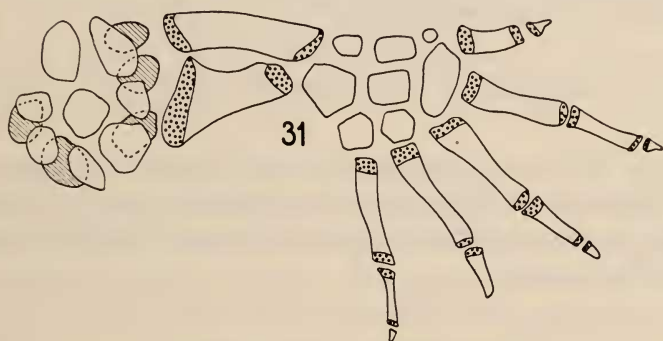


FIG. 31.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 36
(greffe de deux tarse en position normale dans la cuisse droite).
Vue dorsale.

Triton n° 40. — Cas analogue au précédent. L'examen du squelette par radiographie et éclaircissement montre que les pièces des greffons se sont plus ou moins amalgamées. Le zeugopode régénéré est normal, quoique un peu court. Il fait suite à la partie craniale des greffons et il n'est pas dans le même plan que ceux-ci. L'autopode n'a que quatre doigts. L'absence de résection des greffons ainsi que l'angle formé entre le plan de ceux-ci et celui du régénérat permettent de conclure à une régénération à partir de la base.

Triton n° 47. — Pas de résection des greffons. Sur une radiographie prise dix mois après la greffe, on peut voir les greffons suivis d'un zeugopode et d'un autopode à cinq doigts. Ces deux segments paraissent normaux. La coloration de cette pièce n'ayant pas réussi n'apporte pas de renseignements plus précis. Ce cas semble être analogue aux deux précédents.

Triton n° 48. — La résection des greffons ne fut pas effectuée. Sur une radiographie prise dix mois après la greffe, ainsi que dans la pièce éclaircie, on voit que les greffons sont suivis d'un zeugopode et d'un autopode. Le régénérat qui fait suite est dans le plan horizontal (normal) et forme un angle de 45° avec le plan des greffons, ceux-ci ayant basculé autour de l'axe longitudinal. Le zeugopode régénéré est court. L'autopode est normal. Le régénérat et les greffons étant sur des plans différents, il est certain que la régénération a eu la base pour point de départ.

Triton n° 50. — Le greffon n'ayant pas été réséqué, la base a régénéré un zeugopode et un autopode, comme dans les cas précédents.

Triton n° 291. — Le greffon ayant été en grande partie arraché par la résection, la base fournit un régénérat qui se développa très vite. La pièce éclaircie montre un squelette complet de zeugopode et d'autopode.

REMARQUES ET CONCLUSIONS.

1. Sur 28 animaux opérés, six sont morts et huit ont perdu leurs greffons. Il n'y a que 14 résultats, ce qui représente 50% des cas.

2. Six fois sur 14, la régénération est partie de la base, le greffon n'ayant pas été réséqué.

3. Dans les régénérats provenant des greffons (huit cas) il n'y a jamais eu formation de squelette du zeugopode ou du stylopode. Chaque tarse ou carpe greffé régénère comme s'il était seul, c'est-à-dire restitue la partie distale qui lui manque. Les remarques faites précédemment sont valables pour cette série où deux autopodes sont régénérés côte à côte. On obtient, dans les cas où les deux greffons ont participé à la régénération, un autopode à pièces squelettiques nombreuses, provenant de la fusion de deux pieds ou deux mains incomplets.

4. Dans les régénérations combinées des deux greffons, des différences de plans ou de directions permettent de reconnaître leur part respective dans l'établissement du régénérat ainsi que les influences mécaniques qui se sont exercées.

5. L'un des greffons inhibe souvent la régénération de l'autre. Généralement, même s'il est moins complet que l'autre, le tarse ou carpe homopleural inhibe le greffon hétéropleural. Si les deux greffons régénèrent, le régénérat de l'autopode homopleural est le plus complet.

6. Il arrive que des doigts sans squelettes soient néoformés.

7. La régénération est toujours tardive, ce qui entraîne parfois une morphologie incomplète du régénérat due à un étranglement cicatriciel (cf. GUYÉNOT et SCHOTTÉ 1923).

8. Dans les régénérations provenant de la base, il n'y a pas de retard, et les différents segments ont un squelette normal.

En définitive, les résultats mettent à nouveau en évidence la propriété qualitative des segments transplantés. En effet, on peut constater qu'une masse de matériel formateur plus grande que la normale se traduit par un plus grand nombre de pièces de l'autopode, mais jamais par la formation d'un zeugopode ou d'un stylopode.

2. Transplantation sur le dos (série F).

A. *Tarses.*

Les deux tarses ont été préparés selon la méthode décrite, superposés comme dans la série E et introduits dans une fente longitudinale pratiquée dans la musculature du dos (voir détails dans la série B).

a) Dans un premier lot de dix animaux opérés entre le 1^{er} et le 15 septembre 1935, les greffons furent implantés sur le côté droit du dos. La médiocrité des résultats obtenus doit être attribuée à trois facteurs: 1^o la saison tardive, 2^o une forte infection, 3^o la situation et le volume des greffons (reprise difficile et expulsion fréquente). Cinq animaux moururent infectés. Deux perdirent leurs greffons au moment de la résection. Deux autres ne fournirent pas de régénérat.

Triton n° 203. — C'est seulement deux mois et demi après la résection que la régénération débuta, mais elle évolua rapidement. Elle consistait en une petite patte phocomèle à trois doigts. La

pièce éclaircie montre que les os restants des greffons se sont soudés en une masse unique qui a proliféré distalement pour former une pièce cartilagineuse allongée, suivie de trois doigts.

b) Dans une deuxième série, six animaux furent opérés en avril 1936. Au début de juillet, la peau du dos avait recouvert tous les greffons qui furent réséqués pour la seconde fois. Ce n'est qu'au début de septembre, c'est-à-dire près de cinq mois après l'opération, que les premiers bourgeons de régénération firent leur apparition. Dans deux cas il n'y eut pas de régénération. Les quatre autres animaux donnèrent les résultats suivants :

Triton n° 279 (fig. 32 et 33). — Trois semaines après l'apparition du bourgeon de régénération, une petite patte double était déjà formée. Elle fut prélevée deux mois plus tard. C'était alors une patte phocomèle à sept doigts, implantée obliquement. La pièce éclaircie montre que le greffon droit (dessous) avait encore quatre os après résection, et le tarse gauche six. Il est clair que chaque tarse a régénéré comme s'il était seul. Il est cependant difficile de tracer exactement la frontière entre les deux néoformations. Les pièces distales des greffons ont subi des proliférations cartilagineuses. Il n'y a que quatre nouveaux tarsiens suivis de sept doigts dont trois semblent appartenir au greffon tarse droit. Plusieurs doigts, en particulier ceux du greffon gauche, sont incomplets. Quelques-uns sont déjà partiellement ossifiés. On ne voit aucune pièce pouvant appartenir au zeugopode.

Triton n° 280. — Ce cas est analogue au précédent. La régénération ne débuta qu'au bout de cinq mois et produisit deux autopodes : l'un à trois, l'autre à quatre doigts. L'éclaircissement montre que les greffons ont régénéré seulement trois tarsiens, surmontés de sept doigts. Comme dans le cas précédent, un fait remarquable est le nombre très faible de tarsiens régénérés. Tout le squelette néoformé est cartilagineux et trois des doigts sont incomplets. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 282 (fig. 34 et 35). — Dans ce cas également, les greffons ont fourni chacun un autopode incomplet à cinq doigts. Dès le début de la régénération, cinq mois après la greffe, deux points rouges montraient que le bourgeon était dédoublé. En examinant le squelette, on voit que le greffon ventral (tarse droit) a trois os et le greffon dorsal huit os. Le tarse gauche a régénéré

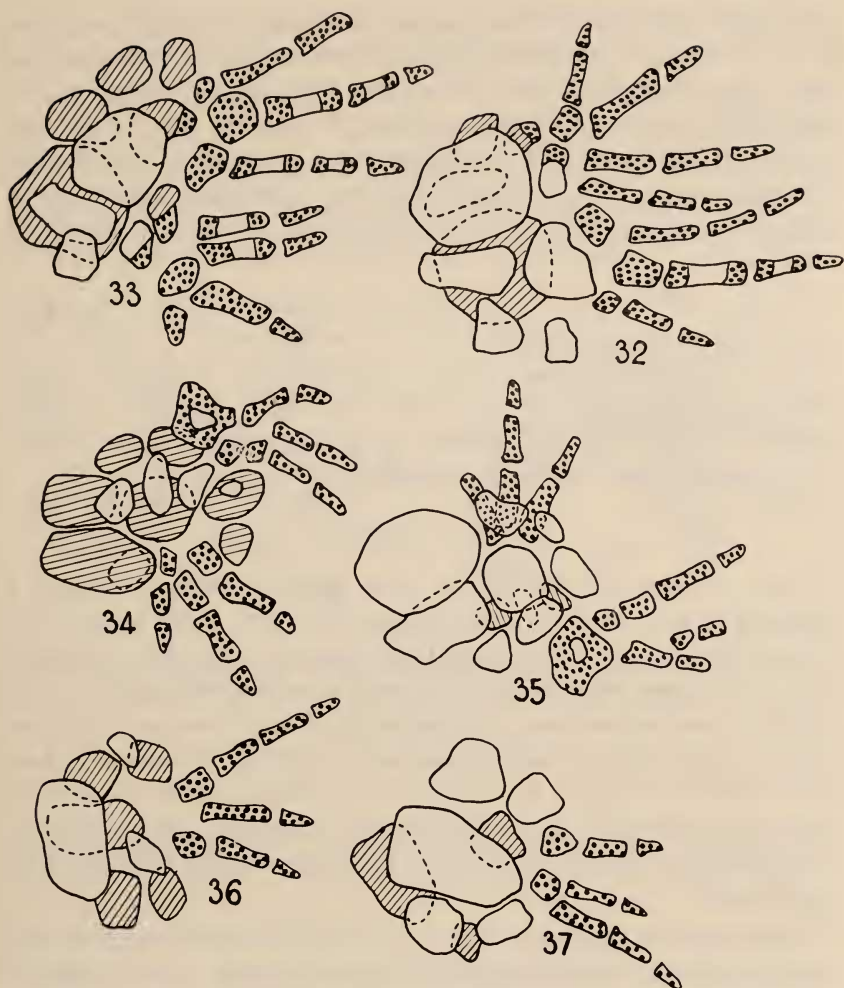


FIG. 32.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 279 (greffe de deux tarsi en position normale sur le dos). Vue ventrale.

FIG. 33.

Le même, vue dorsale.

FIG. 34.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 282 (greffe de deux tarsi dans le flanc droit). Vue ventrale.

FIG. 35.

Le même, vue dorsale.

FIG. 36.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 286 (greffe de deux carpes dans cuisse droite). Vue ventrale.

FIG. 37.

Le même, vue dorsale.

une grosse pièce de cartilage en forme d'anneau qui doit provenir de la soudure de plusieurs tarsiens. Deux petits cartilages qui lui font suite sont sans doute aussi des tarsiens. Ce régénérat est complété par trois doigts auxquels il manque des phalanges. Quant au tarse droit, il a régénéré deux tarsiens et trois doigts; il manque aussi des phalanges. On peut constater que les deux autopodes ont des directions fort différentes. Les tarsiens régénérés sont très peu nombreux et il n'y a pas de pièce de zeugopode.

Triton n° 283. — Au bout de cinq mois, la régénération commença par un bourgeon dédoublé d'où se développèrent six doigts. La coloration de la pièce ayant mal réussi, les os du squelette sont difficiles à identifier. On peut voir cependant qu'il y a peu de tarsiens régénérés et qu'il manque des phalanges à plusieurs doigts. On n'aperçoit pas d'élément de zeugopode.

B. *Carpes.*

Six animaux ont été opérés selon une technique analogue à celle de la série E. Les opérations eurent lieu entre le 18 et le 25 avril 1936 et c'est seulement en septembre que les régénérats firent leur apparition. A ce moment, la régénération des pattes témoins (pattes gauches) était terminée. Dans trois cas il n'y eut pas de régénération malgré plusieurs résections cutanées. Il faut en attribuer la cause à la petitesse des greffons, surtout après leur résection, ainsi qu'à leur situation très anormale (innervation et vascularisation difficiles). Voici les résultats obtenus dans les trois autres cas :

Triton n° 286 (fig. 36 et 37). — Le régénérat se présentait sous la forme d'une courte patte avec un gros doigt central entouré de quatre petits doigts en touffe. On peut voir sur les dessins de la pièce que le carpe gauche (greffon dorsal) avait encore cinq os après la résection, alors que le carpe droit n'en avait que trois. La néoformation consiste en deux carpiens seulement, surmontés de trois doigts incomplets. Il est à noter que cette patte présentait cinq doigts extérieurement. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 287. — La régénération fut aussi tardive que dans le cas précédent. Le petit reliquat des os des greffons a été englobé dans du cartilage. Cette masse est suivie du régénérat qui consiste en un carpe à quatre pièces et quatre doigts incomplets. On ne

voit pas d'élément pouvant appartenir au zeugopode. Le régénérat semble n'être parti que de l'un des greffons.

Triton n° 288 (fig. 38 et 39). — La régénération débuta au bout de cinq mois. Il se forma une petite patte qui comprenait cinq doigts. L'éclaircissement montre que le carpe droit (greffon ventral) n'avait plus qu'un os assez gros (provenant peut-être de soudures) et que le carpe gauche avait encore quatre os. Quatre



FIG. 38.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 288 (greffe de deux carpes dans flanc droit). Vue dorsale.

FIG. 39.

Le même, vue ventrale.

carpiens seulement ont été néoformés et les cinq doigts ont un squelette incomplet. L'un des métacarpiens est curieusement dédoublé, comme on peut le voir sur la figure 39. Il n'est pas possible de délimiter la part de chacun des greffons dans la construction de ce régénérat, mais la disposition des carpiens, ainsi que celle des doigts, indique bien qu'ils ont participé tous deux à la néoformation qui ne comporte aucun élément du zeugopode.

REMARQUES ET CONCLUSIONS.

1. En général, les résultats sont les mêmes que ceux de la série E. Sur 22 animaux opérés, indépendamment des décès, le pourcentage des résultats positifs est faible (50%), ce qui semble dû à la situation très anormale des greffons.

2. Il n'y a jamais de zeugopode ni de stylopode régénéré, mais un autopode dont les pièces sont beaucoup plus nombreuses que normalement (cependant moins nombreuses que dans la série E).

3. Il est difficile de déterminer quelle a été la part de chacun des greffons dans l'élaboration du régénérat. Cette difficulté existe d'ailleurs dans toutes les séries de greffes doubles.

4. Dans plusieurs cas, un seul des greffons a régénéré (inhibition du greffon hétéropleural par le greffon homopleural).

5. Quelques régénérats présentent des doigts sans squelette, ce qui montre que le squelette n'exprime pas toujours exactement les potentialités morphogènes.

6. La régénération est encore plus tardive que dans la série précédente, ce qui est en rapport avec le lieu d'implantation.

En définitive, l'absence totale de zeugopode ou de stylopode confirme que les éléments de zeugopode obtenus dans la série précédente (par non-résection des greffons) avaient été formés par la base. On peut donc conclure, plus affirmativement encore, à une action qualitative du segment greffé.

3. Transplantation de deux autopodes en position renversée dans le stylopode (série G).

La greffe de targes ou de carpes a été faite dans la cuisse ou le bras droit, selon une technique analogue à celle décrite pour la série E, l'axe longitudinal étant renversé par rapport au lieu d'implantation. Cette opération fut pratiquée en septembre 1934 sur une première série de six animaux amaigris par une longue captivité. Un seul a survécu et a donné un résultat. Une deuxième série de douze animaux de second choix fut opérée en mars 1935. Quatre tritons moururent prématurément et trois autres perdirent leurs greffons au moment de la résection. Six animaux furent opérés en juillet 1936. L'un mourut et deux autres perdirent leurs greffons.

Voici les résultats obtenus dans les neuf cas de réussite:

A. Régénération à partir des greffons.

Triton n° 138. — Le régénérat fut prélevé neuf mois après l'opération. Malgré cela, le squelette était encore incomplètement ossifié. Le greffon ventral (tarse droit) est représenté par une masse osseuse provenant de soudures. Il ne reste que deux os du greffon dorsal (tarse gauche). Il y a huit tarsiens néoformés suivis de six doigts dont l'un est dédoublé. Plusieurs phalanges sont absentes. Il est difficile de dire si ce régénérat résulte d'une action combinée des deux greffons ou si seul l'un d'entre eux lui a donné naissance. Cependant, des superpositions dans les doigts ainsi que la direction très divergente de trois d'entre eux par rapport aux autres, sont nettement en faveur de la première hypothèse. Il n'y a en tout cas pas trace de zeugopode.

Triton n° 140. — Sur une radiographie prise deux mois après l'opération, on aperçoit à peine le squelette régénéré, mais les greffons sont très nets. L'examen de la pièce éclaircie permet de constater que ces greffons se sont légèrement déplacés latéralement l'un par rapport à l'autre, mais sont restés sur des plans différents. La partie néoformée qui fait suite est placée devant le greffon dorsal (tarse gauche). Elle comprend cinq tarsiens disposés normalement, suivis de trois doigts complets. Le tout est partiellement ossifié. Ce régénérat ne doit provenir que du tarse gauche, étant donnés sa nature, sa position et le fait que le greffon tarse droit se trouve un peu en arrière, ce qui a dû inhiber sa régénération. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 148. — Régénération d'une patte courte où les doigts étaient dédoublés en une série de deux (dessus) et une série de quatre (dessous). En examinant le squelette, on voit que le greffon ventral (droit) a sept os et le greffon dorsal trois os, dont l'un, très développé, provient probablement de soudures. Les faits permettent de conclure à une régénération combinée des deux greffons. Il y a sept nouveaux tarsiens dont cinq proviennent du greffon droit. Quatre doigts complètent la régénération du tarse droit. Les deux tarsiens et les deux doigts qui forment le régénérat du tarse gauche sont sur un plan différent. Il n'y a pas d'élément du zeugopode.

Triton n° 149 (fig. 40 et 41). — La pièce fut prélevée dix mois après l'opération. On peut voir qu'il restait six os au greffon dorsal (tarse gauche) et deux os au tarse droit. Ce dernier semble avoir subi des soudures. Chaque greffon a produit un régénérat. Il est facile de constater que le greffon ventral a régénéré cinq tarsiens et deux doigts. Le greffon dorsal a fourni sept tarsiens et cinq

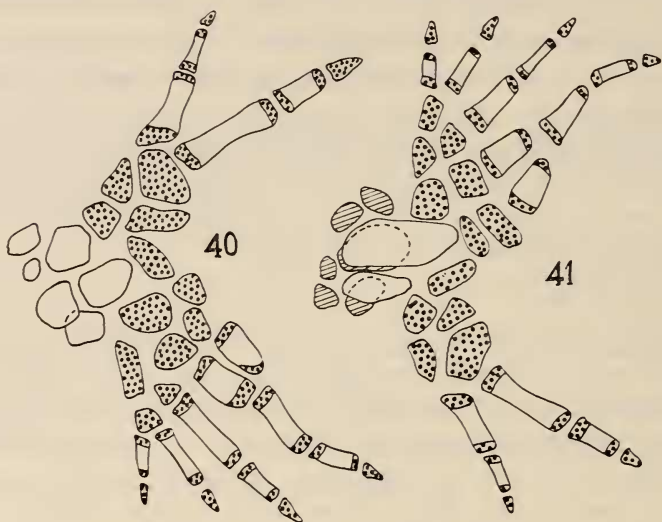


FIG. 40.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 149 (greffe de deux tarse en position renversée dans la cuisse droite). Vue dorsale.

FIG. 41.

Le même, vue ventrale.

doigts incomplets. La morphologie des régénérats est donc proportionnelle à la quantité de matériel restant dans les greffons. On ne voit pas de pièce squelettique susceptible d'appartenir au zeugopode.

Triton n° 330 (fig. 42 et 43). — Au moment de la greffe, un peu de zeugopode fut laissé avec les carpes greffés, afin que ces derniers ne fussent pas trop diminués par la résection. Au bout d'un mois apparurent les premiers signes d'une régénération et vingt jours plus tard les doigts commençaient à s'individualiser. La pièce fut prélevée quatre mois et demi après la greffe. La patte

phocomèle néoformée avait cinq doigts irrégulièrement disposés. Comme on peut le voir sur le dessin de la pièce éclaircie (fig. 43), l'un des greffons (carpe gauche) avait conservé cinq os; l'autre (carpe droit) trois os. Le carpe régénéré comprend huit carpiens, irrégulièrement disposés, et trois d'entre eux sont sur un plan différent. Quelques os des greffons ont légèrement proliféré distalement. Sur les cinq doigts visibles extérieurement, trois seulement ont un squelette. La direction de ces doigts est anormale et leur



FIG. 42.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 330 (greffe de deux carpes renversés dans le bras droit). Vue dorsale.

FIG. 43.

Le même, vue ventrale.

squelette est incomplet. L'irrégularité de l'autopode régénéré montre que les deux greffons ont participé à sa formation, sans qu'il soit possible de déterminer la part de chacun d'eux. Il n'y a en tout cas pas trace de zeugopode.

Triton n° 331 (fig. 44). — Extérieurement, l'autopode régénéré avait quatre doigts. On peut constater sur la figure 44 que seuls trois d'entre eux avaient un squelette. Les deux greffons se sont un peu séparés. Celui qui est formé de sept os est le carpe gauche. Le carpe droit n'a plus que quatre os. Les greffons ont légèrement proliféré distalement. Ils ont régénéré un carpe à sept pièces et trois doigts incomplets. Il n'y a pas d'élément du zeugopode.

Triton n° 338. — Extérieurement, l'autopode régénéré était très court et avait cinq doigts. L'examen du squelette ne permet pas de distinguer les os du carpe droit de ceux du carpe gauche, tant ils se sont amalgamés. Il en reste neuf en tout. Ils ont formé douze

carpiens, très irrégulièrement disposés, et surmontés de cinq doigts très incomplets, sauf le premier. Il est clair que les deux greffons ont participé à cette restitution dans laquelle il n'y a pas trace de zeugopode.

B. *Régénération mixte (base et greffons).*

Triton n° 62. — Cet animal ne subit pas de résection dans le greffon. Une radiographie prise quatre mois après l'opération montre que seule la base avait fourni un régénérat. C'est alors, seulement, qu'une réamputation fut pratiquée à travers les greffons. L'étude du nouveau régénérat, qui fut prélevé au bout de huit mois, montre que la base a fourni deux os du zeugopode qui ont contourné les greffons, caudalement. Ces os sont suivis de cinq gros tarsiens. Parallèlement à ces derniers, une autre série de neuf tarsiens plus petits fait suite aux greffons. Il y a donc en tout quatorze nouveaux tarsiens. Le régénérat est complété par cinq doigts normaux.

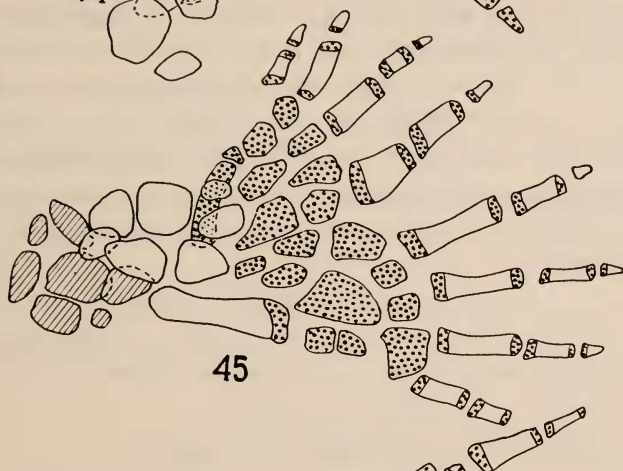
Triton n° 135 (fig. 45 et 46). — L'étude du régénérat montre que les deux greffons avaient encore chacun sept os après résection. A la suite du greffon ventral (tarse droit) ont été formées deux pièces allongées appartenant au zeugopode. Le régénérat est complété par un double autopode dont les deux parties forment entre elles un angle de 30° environ. La partie antérieure comprend huit tarsiens et quatre doigts auxquels il manque des phalanges. La partie postérieure comprend dix tarsiens et quatre doigts incomplets. Les plans différents sur lesquels se trouvent le zeugopode et les autopodes régénérés, indiquent clairement qu'il s'agit d'une triple action: base, greffon dorsal, greffon ventral. Il est cependant difficile de préciser la part de chacun de ces inducteurs dans l'élaboration des différentes parties régénérées. En tout cas, il y a une hyperrégénération des parties distales, ce qui est contraire à l'idée qu'un reliquat de matériel formateur donnerait naissance à des éléments squelettiques proximaux.

REMARQUES ET CONCLUSIONS.

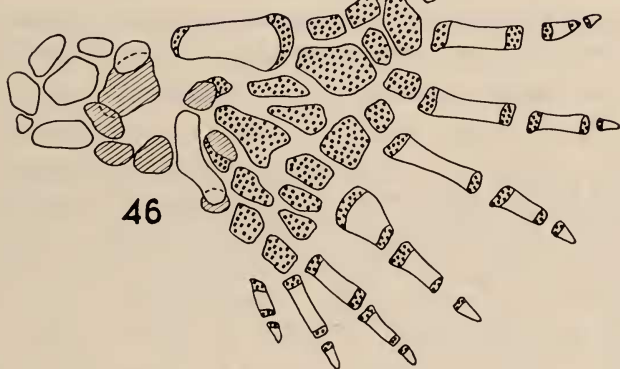
1. Sur 24 animaux opérés, il y a eu dix décès, cinq pertes de greffons dues à leur gros volume et neuf résultats positifs.



44



45



46

FIG. 44.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 331
(greffe de deux carpes en position renversée dans le bras droit).

FIG. 45.

Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 135
(greffe de deux tarsi en position renversée dans la cuisse droite). Vue dorsale.

FIG. 46.

Le même, vue ventrale.

2. Dans deux cas, la régénération est partie à la fois de la base et des greffons pour donner un régénérat mixte.

3. Dans les sept cas de régénération à partir des greffons seuls, il n'y a pas eu formation d'éléments du zeugopode ou du stylopode. Seules des pièces squelettiques appartenant à l'autopode ont été néoformées et les régénérats consistaient en pattes phocomèles.

4. Quand les deux greffons ont participé à la régénération, il y a un nombre de pièces supérieur à la normale. Le nombre des pièces du tarse ou du carpe est même supérieur à celui qui serait obtenu s'il y avait simplement un complètement des greffons. Chacun de ceux-ci a tendance à reformer un autopode complet.

5. Le déplacement des os des greffons, ainsi que l'enchevêtrement fréquent des pièces squelettiques régénérées, rendent leur identification difficile.

6. Il arrive que l'un des greffons inhibe l'autre ou, en tout cas, soit plus complet. C'est généralement le tarse ou carpe, dont l'axe antéro-postérieur est normal, qui inhibe le greffon, dont le même axe est renversé.

7. Il se forme parfois des doigts sans squelette.

8. La régénération est plus tardive que dans la série E (position normale), mais plus précoce que dans la série F (greffe sur le dos).

9. Les influences mécaniques se manifestent par de nombreux faits (déplacements, inhibitions, etc.). La régénération à partir de la base, constatée dans deux cas, montre que celle-ci est moins souvent inhibée que lorsque les greffons sont en position normale. Cependant, la régénération à partir de la base est moins fréquente que dans la série D, l'obstacle présenté par deux greffons étant plus grand. Le retard dans le déclenchement de la régénération est un peu plus grand que pour les mêmes greffes en position normale, ce qui s'explique par une plus grande difficulté d'innervation et de vascularisation. Les résultats obtenus confirment ceux de la série E. Il existe une influence qualitative propre au segment greffé.

En résumé, les potentialités des greffons sont les mêmes que lorsque ceux-ci sont en position normale et les résultats correspondent aussi à ceux obtenus par greffe d'un tarse ou d'un carpe renversé. Chaque greffon a tendance à reformer un nouvel auto-

pode auquel il manquerait cependant quelques indices du tarse ou du carpe. On obtient donc des formations doubles.

Toutes ces expériences de greffes doubles montrent, en définitive, que l'augmentation de la masse du blastème régénératif n'entraîne jamais la régénération de segments plus proximaux. Toutefois, le fait que les deux autopodes transplantés agissent côte à côte en produisant deux extrémités plus ou moins complètes, ne permet pas de résoudre le problème posé. La technique utilisée ne permet pas d'obtenir un plus volumineux bourgeon de régénération se comportant comme une unité.

Il faut donc en rester provisoirement à cette conclusion que l'autopode ne régénère jamais que de l'autopode, qu'il se comporte comme un territoire à potentialités qualitativement limitées, sans que l'on puisse savoir si la raison en est une détermination qualitative de ses tissus ou une masse limitée du blastème de régénération auquel il peut donner naissance.

CONCLUSIONS

I. Les transplantations d'autopodes, en position normale ou renversée, à l'intérieur du stylopode désossé et privé de la plus grande partie de sa musculature, ont permis d'observer trois sortes de résultats.

A. Si l'amputation intéresse un transplant bien orienté à l'intérieur d'un manchon cutané stylopodique, la régénération se fait à partir du segment transplanté seul. Elle exprime alors nettement ses potentialités néoformatrices. Or, dans tous ces cas, la partie reconstituée était exclusivement autopodique: jamais il n'a été régénéré aucune partie que l'on puisse considérer comme correspondant à un stylopode ou à un zeugopode. Le territoire autopode a donc des potentialités définies et limitées.

Toutefois, dans ces limites d'une régénération de nature autopodique, l'importance des parties reconstituées est sujette à des fluctuations. Il y a généralement un certain degré d'hyperrégénération, en ce sens que le nombre total des os du tarse et du carpe (os du greffon, plus les os régénérés) est supérieur à celui des os

dans ces mêmes parties normales. La régénération n'est donc pas un simple complètement. Par contre, ce n'est qu'exceptionnellement qu'un nouvel autopode entier se trouve reconstitué.

Une diminution importante du matériel formateur du transplant se traduit par une morphologie incomplète de l'autopode régénéré. Ceci montre, conformément aux conclusions de GUYÉNOT et SCHOTTÉ (1923), l'importance de la quantité de matériel formateur, mais dans les limites d'une régénération autopodique comme qualité.

B. Il y a compétition fréquente entre une régénération normale à partir de la base stylopodique et la régénération ayant son point de départ dans le greffon. A un premier degré, le stylopode reconstitue une ou deux pièces zeugopodiques qui viennent buter contre le transplant et c'est à cela que se borne la tentative de régénération de la base. Dans d'autres cas, si le transplant occupe une situation un peu latérale (changement d'orientation, diminution trop forte de sa masse lors de l'amputation), le régénérat parti de la base réussit à progresser le long du transplant, formant le plus souvent un zeugopode incomplet: l'autopode néoformé est alors une chimère dont une partie vient de la base, l'autre du greffon. Ce processus pourrait entraîner des erreurs d'interprétation sur les potentialités régénératrices propres du greffon d'autopode si un examen soigneux des relations anatomiques, de la disposition des parties dans l'espace, de leur orientation, ne permettait de faire la part des deux phénomènes concomitants de régénération.

C. Dans un certain nombre de cas, le transplant ne participe pas à la régénération, soit qu'il ait été perdu (amputation, infection), soit qu'il ait basculé et ne soit pas intéressé par la section. On a alors affaire à un simple processus de régénération témoin à partir du stylopode.

II. Les conclusions relatives aux potentialités régénératrices propres du transplant autopodique sont confirmées par les transplantations effectuées au niveau du dos ou dans la queue, c'est-à-dire dans des régions où toutes les parties de pattes néoformées ne peuvent provenir que du transplant.

III. Si la régénération part de la face proximale d'un autopode implanté en sens inverse, au lieu de sa face distale comme normale-

ment, le régénérat obtenu reste strictement autopodique. En tous points, et dans les deux directions de son axe proximo-distal, le transplant manifeste les mêmes potentialités définies et limitées.

IV. Des transplantations de deux autopodes placés côte à côte, soit dans le stylopode en position normale ou inversée, soit dans le dos, n'ont pas permis de décider si la limitation des potentialités régénératives de l'autopode était de nature qualitative ou quantitative. Les deux transplants, loin de donner naissance à un seul blastème, de masse double, et se comportant comme une unité, extériorisent simultanément leurs capacités propres en donnant deux extrémités plus ou moins complètes. Du moins, dans cette expression de leurs potentialités, n'engendrent-ils jamais à nouveau que des parties autopodiques, à l'exclusion de toute région plus proximale.

AUTEURS CITÉS

1934. BELKIN, R. *Régénération de segments de pattes implantés dans le membre*. C.R. Soc. Biol., t. 115, p. 1467.
1934. — *Régénération de segments de membres transplantés sur le dos de l'Axolotl*. C.R. Soc. Biol., t. 114, p. 987.
1934. — *Renversement de la polarité dans les segments de membres transplantés*. C.R. Soc. Biol., t. 115, p. 1468.
1934. — *Transfixions de membres dans la queue (Axolotl)*. C.R. Soc. Biol., t. 115, p. 110.
1923. BISCHLER, V. *Rôle du squelette dans la régénération des membres du Triton*. C.R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, vol. 40, p. 158.
1925. — *Régénération des pattes de Triton après ablation du squelette du zeugopode ou de l'autopode*. C.R. Soc. Biol., t. 92, p. 776.
1926. — *L'influence du squelette dans la régénération et les potentialités des divers territoires du membre chez le Triton cristatus*. Rev. Suisse de Zoologie, vol. 33, n° 16.
1925. BISCHLER, V. et GUYÉNOT, E. *Régénération des pattes de Triton après extirpation du squelette des ceintures ou du stylopode*. C.R. Soc. Biol., t. 92, p. 678.

1925. BISCHLER, V. et GUYÉNOT, E. *Les potentialités régénératives dans les pattes privées de squelette*. C.R. Soc. Biol., t. 92, p. 774.
1926. ——— *Les potentialités régénératives différentielles des divers segments du membre sont une expression de la masse du blastème squelettogène*. C.R. Soc. Biol., t. 84, p. 968.
1930. BOVET, D. *Les territoires de régénération*. Rev. Suisse de Zool., vol. 37, p. 83-145.
1911. FRITSCH, D. *Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmassenskeletts der Amphibien*. Zool. Jahrb. allg. Zool. u. Physiol., t. 30, p. 376.
1932. GEBAUER, J. *Die Feldwirkung in der Regeneration der langen Knochen (Triton crist.)*. Zool. Jahrb. allg. Zool. u. Physiol., t. 53, p. 173.
1927. GUYÉNOT, E. *Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles: détermination et potentialités des régénérats*. Rev. Suisse de Zool., t. 34, n° 5.
1928. ——— *Territoires de régénération chez le Lézard (L. muralis)*. C.R. Soc. Biol., t. 99, p. 27.
1923. GUYÉNOT, E. et SCHOTTÉ, O. *Relation entre la masse du bourgeon de régénération et la morphologie du régénérat*. C.R. Soc. Biol., t. 89, p. 491.
1926. ——— *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux*. C.R. Soc. Biol., t. 94, p. 1050.
1925. GUYÉNOT, E. et VALLETTE, M. *Régénération du nez et de la mâchoire supérieure chez les Urodèles*. C.R. Soc. Biol., t. 93, p. 1276.
1930. GUYÉNOT, E. et PONSE, K. *Territoires de régénération et transplantations*. B. Biol. Fr. et Belge, t. 64, p. 251-287.
1908. KURZ, O. *Die Regeneration ganzer Extremitäten aus transplantierten Extremitätenteilen vollentwickelter Tiere*. Centralb. f. Physiol., t. 22, p. 369.
1912. ——— *Die Beinbildenden Potenzen entwickelter Tritonen*. Arch. Entw. Mech., t. 34, p. 585.
1936. LIOSNER, WORONZOWA et KUSMINA. *Capacité de régénération des extrémités désossées*. Roux' Arch., t. 134, p. 738.
1925. LOCATELLI, P. *Formation de membres surnuméraires*. C.R. Ass. Anatom. Turin (20^{me} réunion), p. 1-4.
1929. ——— *Der Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration*. Roux' Arch. t. 114, p. 686.
1926. SCHOTTÉ, O. *Système nerveux et régénération chez le Triton*. Rev. suisse de Zool., vol. 33, n° 1.

1926. VALLETTE, M. *Mécanisme de la régénération du museau chez les Urodèles*. C.R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, t. 43, p. 28.
1929. — *Régénération du museau et territoire de régénération chez les Urodèles*. Bull. Biol. Fr. Belg., t. 63, p. 95-148.
1923. WEISS, P. *Die Transplantation von entwickelten Extremitäten bei Amphibien*. Arch. mikr. Anat., t. 99, p. 168.
1925. — *Unabhängigkeit der Extremitätenregeneration vom Skelett (bei Triton crist.)*. Arch. Entw. Mech., t. 104, p. 359.
-